

Université de Montréal

Influence de la locomotion sur la morphologie de l'articulation distale de l'humérus
chez les hominoïdes

Par
Julie Robert

Département d'Anthropologie
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de M.Sc. en Anthropologie

Novembre, 2009

© Julie Robert, 2009

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :
Influence de la locomotion sur la morphologie de l'articulation distale de l'humérus
chez les hominoïdes

présenté par :
Julie Robert

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Isabelle Ribot
président-rapporteur

Michelle Drapeau
directrice de recherche

Bernard Chapais
membre du jury

RÉSUMÉ

La masse corporelle et la direction des charges sont des facteurs qui peuvent modifier la morphologie des surfaces articulaires qui sont généralement orientées et de taille suffisante pour résister aux charges chroniques. Chez les hominoïdes, les forces de tension et compression, générées par la locomotion, sont transmises à travers l'articulation du coude. Ces espèces ont une morphologie similaire de l'extrémité distale de l'humérus, mais qui présente certaines différences selon la taille des individus et leurs modes de locomotion.

Ce projet tente de caractériser plus exhaustivement cette variation en analysant la largeur des surfaces articulaires ainsi que leur position et orientation par rapport à l'axe long de la diaphyse. La prémisse de ce mémoire est que, chez les espèces plus arboricoles, la morphologie de l'articulation distale de l'humérus répond aux stress transverses générés par les puissants muscles fléchisseurs du poignet et des doigts qui traversent le coude obliquement. En revanche, les espèces plus terrestres présentent une morphologie permettant de résister aux forces axiales provenant du contact avec le sol.

Des coordonnées tridimensionnelles et des mesures linéaires ont été recueillies sur un échantillon squelettique d'individus des genres *Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. Les résultats obtenus révèlent que l'orientation et la position des surfaces articulaires de la trochlée correspondent aux types de locomotion, or leur taille et celle du capitulum semblent être influencées par la taille des individus. L'hypothèse suggérant que les stress reliés aux divers modes de locomotion des hominoïdes influencent la morphologie de l'articulation distale de l'humérus est donc supportée.

Mots-clés : Anthropologie, hominoïde, locomotion, coude, biomécanique, articulation distale de l'humérus

ABSTRACT

In hominoids, tensile and compressive forces generated by locomotion and upper-limb use are transmitted through the elbow joint. It has been noticed that the distal humerus of hominoid is morphologically very similar across species. However, some studies have suggested that articular shape varies in relation to size and locomotor modes.

This project is an attempt to characterize more thoroughly distal humeral variation in hominoids. It considers the humeral trochlea not only as a structure by itself, as it has been done before, but as an articulation that varies in orientation relative to the diaphysis. Indeed, there is evidence that articulations have a minimum size and are generally oriented to better resist habitual loads. This project tested the hypothesis that predominantly arboreal species are expected to present joints that have a size, position and orientation of articular surfaces to better resist shear loads generated by the strong finger and wrist flexor muscles crossing the elbow obliquely. Consequently, predominantly terrestrial species should present articulations shape and orientation that are better to resist axial load generated by ground reaction forces. Ten landmarks and two linear measurements were taken from a skeletal sample including specimens from the *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo* genus. Results show that orientation and position of humeral trochlea joint surfaces correlate with locomotor modes and that length of the articular surfaces seems to be better correlated with size. The main hypothesis suggesting that stress related to locomotion in hominoids should influence the morphology of distal humeral joints is therefore supported.

Key words: Anthropology, hominoid, locomotion, elbow, biomechanics, distal humeral joint

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iii
ABSTRACT	iv
TABLES DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xiii
REMERCIEMENTS	xvi
 CHAPITRE I : INTRODUCTION	 1
 CHAPITRE 2 : BIOMÉCANIQUE ET LOCOMOTION CHEZ LES	
 HOMINOÏDES ACTUELS	4
2.1 L'os et l'environnement mécanique	4
2.1.1 Principes de biomécanique	4
2.1.2 Structure de l'os.....	5
2.1.3 Impact de l'environnement mécanique sur l'os	6
2.2 Structure du coude chez les hominoïdes	7
2.2.1 Éléments squelettiques	7
2.2.1.1 L'articulation huméro-ulnaire	9
2.2.1.2 L'articulation huméro-radiale	10
2.2.1.3 L'articulation radio-ulnaire proximale	11
2.2.1.4 Les épicondyles	11
2.2.2 Muscles et mouvements	12
2.2.2.1 Flexion / Extension de l'avant-bras	16
2.2.2.2 Pronation / Supination de l'avant-bras.....	18
2.2.2.3 Flexion / Extension du poignet	19
2.2.2.4 Flexion / Extension des doigts	20
2.3 Locomotion chez les hominoïdes	21
2.3.1 <i>Pongo</i> et la locomotion à quatre membres	23

2.3.2	<i>Pan & Gorilla</i> : combinaison knuckle-walking et suspension sous-branches	24
2.3.3	<i>Homo</i> et la bipédie	26
CHAPITRE 3 : PROBLÉMATIQUE ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE		29
3.1	Problématique de recherche	29
3.2	Hypothèses de recherche	29
CHAPITRE 4 : MATÉRIEL ET MÉTHODES		33
4.1	Description du matériel de recherche	33
4.2	Collecte des données 3D et linéaires	34
4.3	Mesures obtenues à partir de la prise de données 3D et linéaires	36
4.3.1	Calcul des angles	36
4.3.2	Estimation de la position de la trochlée	41
4.3.3	Calcul de la largeur des surfaces articulaires de la trochlée et du capitulum	42
4.4	Traitement des données	42
4.4.1	Comparaison de groupes	43
4.4.2	Corrélation avec la taille	44
4.5	Sélection du côté droit	44
CHAPITRE 5 : PRÉSENTATION DES RÉSULTATS		45
5.1	Variation de l'orientation des surfaces articulaires de la trochlée	45
5.1.1	Orientation des surfaces articulaires sur la face distale	45
5.1.1.1	Orientation de la surface latérale	45
5.1.1.2	Orientation de la surface médiale	47
5.1.1.2.1	Corrélation entre la taille et l'orientation de la surface médiale	48
5.1.1.3	Angle entre les deux surfaces articulaires	49
5.1.1.3.1	Corrélation entre la taille et l'angle entre les deux surfaces	51

5.1.2	Orientation des surfaces articulaires de la trochlée sur la face antérieure	52
5.1.2.1	Corrélation entre la taille et l'orientation des surfaces articulaires	54
5.2	Influence du mode de locomotion sur la position de la trochlée par rapport à l'axe long de la diaphyse	57
5.2.1	Distance entre le creux de la trochlée et l'axe long de la diaphyse	57
5.2.1.1	Corrélation entre la taille et la position de la trochlée	60
5.3	Influence du mode de locomotion sur la largeur des surfaces articulaires	61
5.3.1	Largeur des articulations de la face distale	61
5.3.1.1	Largeur de la surface latérale	61
5.3.1.2	Largeur de la surface médiale	63
5.3.1.3	Ratio surface latérale/médiale	65
5.3.1.4	Largeur du capitulum	66
5.3.1.4.1	Corrélation entre la taille et la largeur du capitulum	69
5.3.2	Largeur des articulations de la face antérieure	70
5.3.2.1	Largeur de la surface latérale	70
5.3.2.1.1	Corrélation entre la taille et la largeur de la surface latérale	72
5.3.2.2	Largeur de la surface médiale	74
5.3.2.2.1	Corrélation entre la taille et la largeur de la surface médiale	76
5.3.2.3	Ratio surface latérale/médiale	78
5.3.2.3.1	Corrélation entre la taille et le ratio surface latérale/médiale	79

CHAPITRE 6 : DISCUSSION ET CONCLUSION	80
6.1 Discussion générale	80
6.2 Orientation des surfaces articulaires de la trochlée humérale	80
6.2.1 Face distale	80
6.2.2 Face antérieure	84
6.3 Position de la trochlée par rapport à l'axe long de la diaphyse	84
6.4 Largeur des surfaces articulaires	86
6.4.1 Face distale	86
6.4.2 Face antérieure	88
6.5 Conclusion et perspectives d'étude	89
 BIBLIOGRAPHIE	 91

LISTE DES FIGURES

Figure 2.1 : Photo d'une tête fémorale en coupe longitudinale exposant l'os cortical en périphérie et l'os spongieux au centre (Frankel & Nordin, 2001)	5
Figure 2.2 : Schéma du membre supérieur. Illustration tirée de Clemente 2007	8
Figure 2.3 : Schéma illustrant l'articulation du coude. Illustration tirée de Clemente 2007	10
Figure 2.4 : Schéma représentant l'articulation radio-ulnaire proximale. Illustration tirée de Clemente 2007	11
Figure 2.5 : Schéma illustrant les muscles associés à l'articulation du coude	13
Figure 2.6 : Schéma des structures internes d'un muscle. Illustration tirée de Palastanga 2006	14
Figure 2.7 : Schéma illustrant les types de muscles (Platzer 2001)	16
Figure 2.8 : Schéma illustrant les mouvements de flexion / extension de l'avant- bras. Illustration tirée de Palastanga et al 2006	17
Figure 2.9 : Schéma illustrant les mouvements de pronation / supination. Illustration tirée de Palastanga et al 2006	18
Figure 2.10 : Schéma illustrant les mouvements de flexion / extension du poignet. Illustration tirée de Palastanga et al 2006	19
Figure 2.11 : Schéma illustrant les mouvements de flexion / extension des doigts. Illustration tirée de Palastanga et al 2006	21
Figure 2.12 : Schéma représentant diverses techniques de mesures de l'angle du varus de l'avant-bras (Van Roy et al. 2005)	27
Figure 4.1 : Points 3D et mesures linéaires prises sur l'humérus	33
Figure 4.2 : Schéma des lignes reliant les points 3D	34
Figure 4.3 : Plan géométrique avec lignes dans des plans différents	35
Figure 4.4 : Humérus en vue antérieure avec axes x et y	36
Figure 4.5 : Humérus en vue médiale avec les trois points à un niveau similaire ...	37
Figure 4.6 : Schéma des angles calculés	38
Figure 4.7 : Schéma de l'estimation de la position de la trochlée	40

Figure 5.1 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en couleur et médiale en gris) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue antérieure	44
Figure 5.2 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surface médiale en couleur et surface latérale en gris) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue antérieure	46
Figure 5.3 : Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Dia-Med pour le genre <i>Gorilla</i>	47
Figure 5.4 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surfaces latérale et médiale en couleur) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue antérieure	49
Figure 5.5 : Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Lat-Med D pour le genre <i>Gorilla</i>	50
Figure 5.6 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surfaces latérale et médiale en couleur) et la ligne tracée entre les deux épicondyles (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue inférieure	52
Figure 5.7 : Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Épi-Lat pour le genre <i>Pongo</i>	53
Figure 5.8 : Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Épi-Med pour le genre <i>Pongo</i>	54
Figure 5.9 : Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Lat-Med A pour le genre <i>Pongo</i>	55
Figure 5.10 : Schéma représentant la distance (en couleur) entre HTRI et l'axe long de la diaphyse (en noir) avec les surfaces articulaires (en gris). Vue antérieure	57
Figure 5.11 : Régression linéaire entre la taille des individus et la position de la trochlée pour le genre <i>Gorilla</i>	58
Figure 5.12 : Régression linéaire entre la taille des individus et la position de la trochlée pour le genre <i>Pongo</i>	59

Figure 5.13 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en couleur et médiale en gris) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures obtenues pour la largeur de la surface latérale.	
Vue antérieure	60
Figure 5.14 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en gris et médiale en couleur) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures obtenues pour la largeur de la surface médiale.	
Vue antérieure	63
Figure 5.15 : Schéma représentant la largeur du capitulum (en couleur, extrémité latérale alignée avec la ligne jaune pointillée), l'axe long de la diaphyse (en noir) et les surfaces articulaires de la trochlée (en gris).	
Vue antérieure	66
Figure 5.16 : Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur du capitulum pour le genre <i>Gorilla</i>	67
Figure 5.17 : Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur du capitulum pour le genre <i>Pongo</i>	68
Figure 5.18 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en couleur et médiale en gris) et l'axe reliant les deux épicondyles (en noir) selon les mesures obtenues pour la largeur de la surface latérale.	
Vue inférieure	70
Figure 5.19 : Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale pour le genre <i>Gorilla</i>	71
Figure 5.20 : Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale pour le genre <i>Pongo</i>	71
Figure 5.21 : Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale pour le genre <i>Homo</i>	72
Figure 5.22 : Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en gris et médiale en couleur) et l'axe reliant les deux épicondyles (en noir) avec les mesures obtenues pour la largeur de la surface latérale.	
Vue inférieure	74

Figure 5.23 : Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface médiale pour le genre <i>Gorilla</i>	75
Figure 5.24 : Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface médiale pour le genre <i>Pongo</i>	75
Figure 5.25 : Régression linéaire entre la taille des individus et le ratio surface latérale/médiale pour le genre <i>Homo</i>	77
Figure 6.1 : Schéma illustrant les stress de cisaillement sur la surface médiale	79
Figure 6.2 : Schéma illustrant le stress axial passant par la trochlée	80

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 4.1 : Statistiques descriptives de l'échantillon	31
Tableau 4.2 : Définition des mesures 3D et linéaires	32
Tableau 4.3 : Définition des angles	38
Tableau 4.4 : Points utilisés pour calculer les largeurs des surfaces articulaires	40
Tableau 5.1 : Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre l'axe long de la diaphyse et la surface latérale	43
Tableau 5.2 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Dia-Lat	44
Tableau 5.3 : Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre l'axe long de la diaphyse et la surface médiale	45
Tableau 5.4 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Dia-Med D	45
Tableau 5.5 : Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Dia-Med D	46
Tableau 5.6 : Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre la surface latérale et la surface médiale	48
Tableau 5.7 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Lat-Med D	48
Tableau 5.8 : Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Lat-Med D	49
Tableau 5.9 : Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre la surface latérale et la surface médiale	51
Tableau 5.10 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Lat-Med A	51
Tableau 5.11 : Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Épi-Lat	53
Tableau 5.12 : Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Épi-Med	53

Tableau 5.13 : Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Lat-Med A	54
Tableau 5.14 : Mesures obtenues pour le calcul de la distance entre le point HTRI et l'axe long de la diaphyse	56
Tableau 5.15 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la distance entre le point HTRI et l'axe long de la diaphyseE	56
Tableau 5.16 : Corrélation entre la taille des individus et la position de la trochlée .	58
Tableau 5.17 : Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface latérale	60
Tableau 5.18 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe avec un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface latérale	60
Tableau 5.19 : Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface médiale..	62
Tableau 5.20 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface médiale	62
Tableau 5.21 : Mesures obtenues pour le calcul du ratio surface latérale/médiale...	64
Tableau 5.22 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour le ratio surface latérale/médiale	64
Tableau 5.23 : Mesures obtenues pour le calcul de la largeur du capitulum	65
Tableau 5.24 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur du capitulum	65
Tableau 5.25 : Corrélation entre la taille des individus et la largeur du capitulum...	67
Tableau 5.26 : Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface latérale...	69
Tableau 5.27 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface latérale	69
Tableau 5.28 : Corrélation entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale	70
Tableau 5.29 : Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface médiale	73
Tableau 5.30 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface médiale	73

Tableau 5.31 : Corrélation entre la taille des individus et la largeur de la surface médiale	74
Tableau 5.32 : Mesures obtenues pour le calcul du ratio surface latérale/médiale...	76
Tableau 5.33 : Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour le ratio surface latérale/médiale	76
Tableau 5.34 : Corrélation entre la taille des individus et le ratio surface latérale/médiale	77

REMERCIEMENTS

Dans un premier temps, je tiens à remercier ma directrice de recherche, Dr. Michelle Drapeau, pour sa précieuse aide et ses nombreux conseils quant à la réalisation de ce projet. Merci à Dr. Bernard Chapais et Dr. Isabelle Ribot, membres du jury, pour leurs commentaires et suggestions.

Je remercie le Musée canadien des civilisations de Gatineau et le Cleveland Museum of Natural pour l'autorisation d'étudier les collections ostéologiques. Je remercie le Inuit Trust Heritage pour l'autorisation d'étudier les collections Nunavut. Surtout, je remercie mes collègues Marie-Christine et Claude de même que ma directrice Michelle pour avoir effectué la collecte de données et de les avoir partagées avec moi. Merci au Smithsonian National Museum of Natural History, Washington D.C. pour m'avoir donné accès à la collection ostéologique de mammifères.

Je voudrais remercier mes parents Micheline et Denis (et Lalou) pour leur précieuse aide, leur soutien et leurs encouragements.

Merci à mes amis Patrick, Cynthia et Bastou pour leur amitié et leur soutien. Merci aussi à Gabriel et Karine pour leur aide avec le logiciel Illustrator que je tente encore de maîtriser. Un merci spécial à mon copain, Mathieu, pour sa patience, son aide et ses encouragements.

Finalement, merci à mes collègues et amis du laboratoire Steven, Catherine, François, Marie-Christine, Sabrina et Rajit pour leur aide et support tout au long de ce parcours.

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

L'abandon de l'arboricolisme aux dépens d'une bipédie complète est un événement majeur de l'histoire évolutive humaine. Cet épisode de l'hominisation demeure une source de débats en paléanthropologie puisque l'interprétation de la rétention de traits arboricoles chez les hominines (groupe comprenant les espèces apparues au sein de la lignée humaine après la séparation de la lignée chimpanzé) est un sujet qui ne fait pas l'unanimité. Les premiers hominines avaient-ils conservé la capacité de grimper aux arbres ou étaient-ils complètement bipèdes ? Certains chercheurs affirment que l'acquisition de la bipédie implique nécessairement l'abandon du mode arboricole car si les pressions évolutives ont favorisé une position redressée et qu'il est très coûteux énergétiquement de développer de nouvelles adaptations, les avantages de la bipédie ont nécessairement surpassé ceux de l'arboricolisme et en ont fait le mode de locomotion exclusif. D'autres croient plutôt que le passage vers une locomotion bipède s'est produit graduellement à travers une phase de transition où les hominines devaient pratiquer ces deux modes de locomotion en fonction de leurs besoins.

Ce débat provient essentiellement de la question suivante : est-ce que la rétention d'un trait primitif (trait partagé avec un ancêtre commun, qui ne représente donc pas une innovation de l'espèce) signifie nécessairement que ce trait possède encore une valeur sélective ? Certains traits primitifs ont été conservés simplement parce qu'ils ne sont pas nuisibles et qu'il est plus coûteux énergétiquement de modifier une morphologie, comme la présence de l'appendice chez l'humain. Cette caractéristique est indispensable aux mammifères herbivores, mais n'est d'aucune utilité chez l'être humain moderne. Un trait primitif peut aussi avoir été conservé puisqu'il a désormais une nouvelle fonction, comme, par exemple, l'épaule flexible de l'humain lui permettant de positionner le bras au dessus de la tête. Cette capacité est un héritage de nos ancêtres grands singes pour qui ce trait rendait possible la suspension sous-branches, mais qui a été conservé chez l'humain parce qu'il permet d'effectuer le mouvement nécessaire pour lancer des objets. La capacité de projeter

des lances ou des pierres a été essentielle au développement des techniques de chasse au cours de l'hominisation.

Ainsi, la valeur accordée à la présence d'un trait primitif dans un cadre évolutionniste varie selon les chercheurs et engendre des débats comme celui autour de l'apparition de la bipédie. L'acquisition de connaissances supplémentaires en anatomie fonctionnelle pourrait alors aider à clarifier le sujet en justifiant la rétention de certains traits.

Or, pour qu'une nouvelle caractéristique se développe et soit conservée, il est impératif que la morphologie qui en découle présente un avantage sélectif (Preuschoft, 2004). L'environnement représente un facteur d'influence important sur l'apparition de nouveaux traits car il dicte le répertoire comportemental potentiel. Les comportements locomoteurs ont des répercussions sur la forme des os puisque la sélection naturelle tend à réduire l'activité musculaire (les coûts énergétiques) et les stress structuraux en fonction de la fréquence d'un comportement (Thorpe & Crompton, 2006). Ainsi, la masse et la direction des charges imposées sur un membre influencent la morphologie de ses articulations. Les surfaces articulaires se modèlent et se positionnent de manière à répondre le plus efficacement possible aux stress occasionnés par la locomotion.

Les grands singes actuels étant nos ancêtres les plus proches, ils offrent un regard accessible sur le passé. L'étude de leurs comportements locomoteurs, qui diffèrent selon les espèces, pourrait aider à mieux cerner les morphologies particulières associées à chacun de ces modes de locomotion. Les connaissances acquises pourraient ensuite s'appliquer à l'étude des espèces fossiles et à l'interprétation de leurs comportements locomoteurs puisque les associations fonctionnelles valides pour les espèces vivantes devraient aussi être valables pour les espèces éteintes (Marchi, 2005).

Lors des déplacements, les membres supportant la masse corporelle sont ceux qui subissent les plus grands stress et sont adaptés en conséquence. Les habitudes arboricoles se reflètent donc sur la morphologie du membre supérieur et par conséquent

au niveau de la structure osseuse du coude. Les hominoïdes actuels (groupe comprenant les grands singes et les humains) ont en commun une morphologie similaire de l'articulation distale de l'humérus. Cependant, une légère variation morphologique est observable au sein du groupe et pourrait être en lien avec les divergences de comportements locomoteurs. Les grands singes étant arboricoles et l'humain bipède, l'étude du groupe hominoïde permet alors d'observer l'éventail des morphologies possibles.

L'étude de l'extrémité distale de l'humérus s'avère dès lors pertinente d'autant plus que cette articulation est relativement bien représentée à travers le registre fossile (Rose, 1988a; McHenry & Corruccini, 1975). Plusieurs études ont déjà été effectuées sur cette articulation, mais se concentraient essentiellement sur la trochlée (articulation entre l'humérus et l'ulna) et l'angle formé entre ses deux surfaces articulaires.

Ce mémoire a pour but d'étudier l'ensemble de l'articulation distale de l'humérus chez les hominoïdes. Toutes les surfaces articulaires seront examinées et mises en relation les unes par rapport aux autres de même qu'avec la diaphyse de l'os. De cette manière, la trochlée n'est plus considérée seulement comme une structure indépendante, mais plutôt comme un élément dont l'orientation peut être modifiée par rapport à l'ensemble de l'os et dont la position peut désormais être significative. Le capitulum, articulation entre l'humérus et le radius, sera aussi étudié afin que l'étude de l'extrémité distale de l'humérus soit globale. Ainsi, une plus grande quantité d'informations sera retirée.

Pour ce projet, les hylobatidés, genre compris dans le groupe des hominoïdes actuels, a été exclus puisque malheureusement aucune donnée pour ce genre n'était disponible. De plus, les hylobatidés ont une taille beaucoup plus petite que les autres hominoïdes ce qui les rend moins facilement comparables.

CHAPITRE 2 : BIOMÉCANIQUE ET LOCOMOTION CHEZ LES HOMINOÏDES ACTUELS

2.1 L'os et l'environnement mécanique

2.1.1 Principes de biomécanique

La biomécanique se définit brièvement comme étant l'application des principes de la mécanique aux systèmes biologiques. Cela signifie que la structure osseuse est soumise aux mêmes lois que les constructions architecturales et que, par conséquent, la morphologie des os serait modelée en fonction des charges mécaniques appliquées au cours d'une vie (Ruff et al., 2006). Il a été démontré que l'environnement mécanique joue un rôle important dans le développement du squelette. Les mouvements physiques influencent la morphogénèse de l'os à travers le processus de formation et de résorption des tissus osseux et dictent alors la forme que prendra un os (Plochocki et al., 2006). En effet, lorsqu'un individu effectue un mouvement, il impose à ses membres des forces contre lesquelles les structures osseuses tentent de résister le plus adéquatement possible. Les os et les articulations subissent principalement des forces de compression, de tension, de flexion et de cisaillement. En fonction du sens dans lequel les charges sont imposées, les forces seront axiales, si elles passent par l'axe long de l'os, ou transverses, si elles traversent l'os en diagonale (Frankel & Nordin, 2001). La structure squelettique doit donc être en mesure de résister à ces charges, qu'elles soient appliquées sporadiquement ou de façon régulière (Frost, 1999).

Par conséquent, l'analyse du squelette constitue désormais un moyen de reconstruire les comportements des individus. À partir des années 70, la biomécanique sera de plus en plus utilisée en anthropologie que ce soit pour l'analyse de la locomotion primate, du système masticatoire ou de la structure des os (Ruff, 2000). Elle apporte aujourd'hui une contribution considérable aux études paléanthropologiques et bioanthropologiques.

2.1.2 Structure de l'os

Les os composent le squelette et constituent l'élément de support du corps (Lieberman, 1997). Comme l'os est une matière vivante, il se régénère continuellement (Lieberman, 1997; Frankel & Nordin, 2001). L'os est constitué à 40% de matières organiques, essentiellement des fibres de collagène, et à 60% de matières inorganiques ou minérales, soit l'hydroxyapatite (Lieberman, 1997). L'élasticité d'un os lui est conférée par la fraction organique alors que sa rigidité provient de la partie inorganique (Frankel & Nordin, 2001).

Au niveau macroscopique, on observe deux types de tissu osseux : l'os cortical ou compact et l'os spongieux ou trabéculaire (Figure 2.1). L'os cortical forme la structure externe et se retrouve généralement sur la diaphyse. Formé d'os lamellaire, il est dense, dur et très résistant. L'os spongieux est disposé au niveau des épiphyses et métaphyses. Il consiste en un enchevêtrement de trabécules dont l'orientation est en fonction de la force appliquée (Martin et al., 1998).

Figure 2.1. Radiographie d'une tête fémorale en coupe longitudinale exposant l'os cortical en périphérie et l'os spongieux au centre. Image tirée de (Frankel & Nordin, 2001)



Le développement du tissu osseux s'effectue de deux façons par le travail combiné des cellules ostéoblastiques et ostéoclastiques (Platzer, 2001). La première, qualifiée d'endoconjonctive, engendre le remplacement du tissu conjonctif en tissus osseux. Elle est spécifique aux os plats comme la clavicule ou les os du crâne (Platzer, 2001). La deuxième, l'ossification enchondrale, permet le remplacement du cartilage par du tissu osseux. Il est à noter que le remodelage osseux se produit essentiellement au cours de la croissance et détermine la forme d'un os et de ses articulations (Hamrick, 1999).

2.1.3 Impact de l'environnement mécanique sur l'os

Un os doit être en mesure de répondre à de nouveaux environnements mécaniques par la modification de ses configurations internes et externes. La génétique programme de nombreux aspects de la croissance et de la forme des os afin que la morphologie de chaque os et de ses articulations consiste en un équilibre entre le besoin de bien situer les attaches musculaires, la réduction des dépenses en tissus osseux, et le support adéquat des charges (Lieberman, 1997; Lanyon & Rubin, 1985).

Les articulations ont longtemps été considérées comme très peu plastiques (Lieberman et al., 2001; Ruff, 1988). On croyait que leurs formes et leurs développements étaient peu sensibles à l'environnement mécanique. Pourtant, l'articulation est le pivot autour duquel les muscles travaillent pour effectuer un mouvement, ce qui la situe au cœur de stress mécaniques importants (Hildebrand, 1988a). Or, au cours des dernières années, de nouvelles études ont démontré que sa morphologie subissait l'influence des stimuli extérieurs (Frost, 1999; Hamrick, 1999; Martin et al., 1998; Plochocki et al., 2006). La théorie du remodelage chondral propose que la congruence des articulations est rendue possible par les processus de croissance post-nataux puisque le cartilage de croissance dans ces régions est régulé par l'intensité et l'orientation des stress dans le cartilage articulaire (Frost, 1999; Plochocki et al., 2006).

Par ailleurs, il a été démontré que la morphogénèse des articulations est influencée par les stress locaux. En ce sens, la forme et la taille d'une surface articulaire correspondent à l'intensité des stress qui y sont appliqués. L'augmentation d'une charge stimulera l'accroissement de l'aire sur laquelle elle est distribuée. Aussi, plus une surface est perpendiculaire à une force exercée, mieux elle résistera au stress (Frost, 1999; Hamrick, 1999). Notamment, une étude sur les embryons de poulet a démontré que l'activité musculaire non seulement influence la morphologie des articulations, mais qu'elle est nécessaire au maintien des mécanismes de croissance des surfaces articulaires car les premiers stades du processus de formation des cavités articulaires sont inhibés lors de la paralysie du membre (Mitrovic, 1982). Cependant, l'adaptabilité de la morphologie des articulations à l'environnement mécanique est un phénomène qui soulève encore de nombreuses interrogations car les mécanismes sous-jacents à leur formation sont peu connus jusqu'à ce jour. Ainsi, il est pertinent d'approfondir nos connaissances dans ce domaine.

2.2 Structure du coude chez les hominoïdes

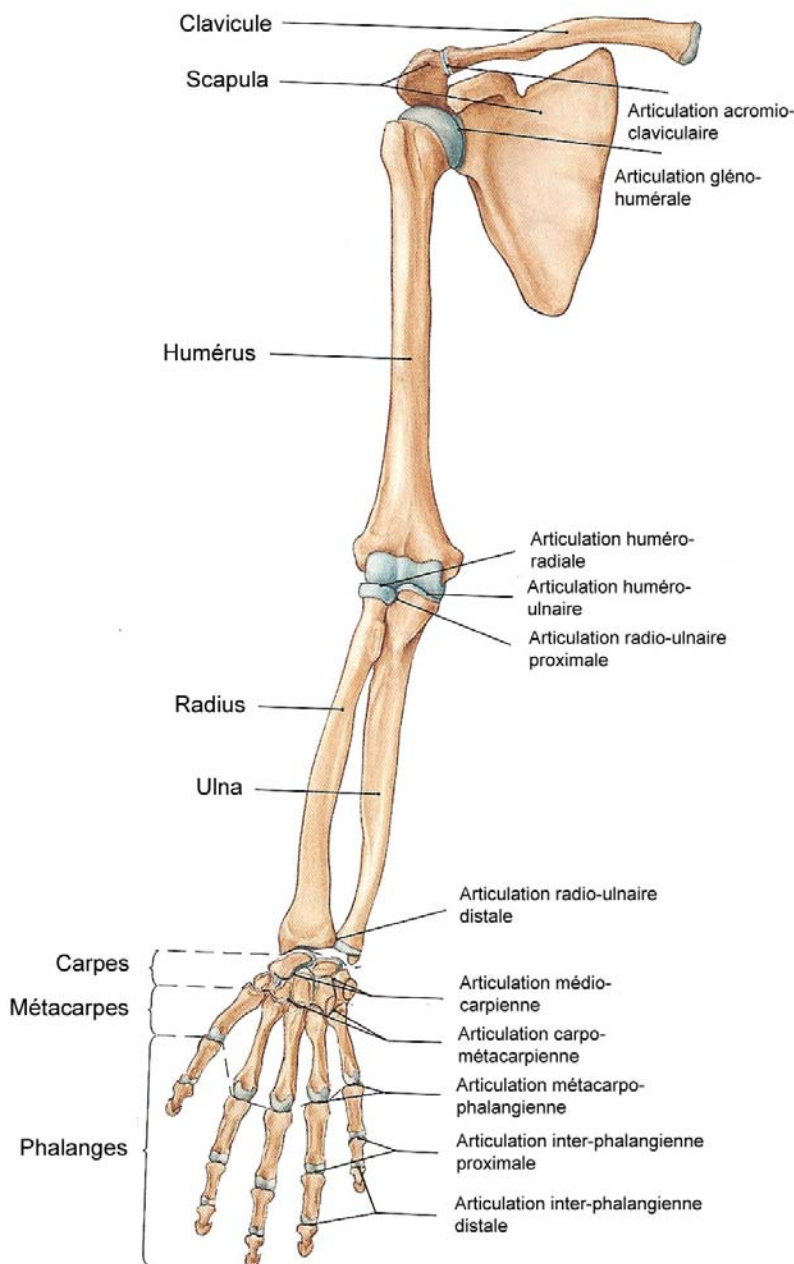
Les espèces du groupe hominoïde ont des masses corporelles importantes qui limitent leurs déplacements dans les arbres. Étant donné qu'il leur est difficile de marcher sur les branches, ils préfèrent s'y suspendre. Ce mode de locomotion fait en sorte qu'ils partagent plusieurs similarités morphologiques au niveau de la structure du coude (McHenry & Corruccini, 1975; Rose, 1993).

2.2.1 Éléments squelettiques

À l'intérieur du squelette, l'articulation du coude est le lieu où se joignent le bras et l'avant-bras (Clemente, 2007). La figure 2.2 illustre l'ensemble du membre supérieur qui se divise en trois sections : le bras, l'avant-bras et la main. Le bras n'est constitué que d'un seul os, l'humérus, et représente la partie entre l'épaule et le coude.

L'avant-bras est la partie entre le coude et le poignet et se compose du radius et de l'ulna. La main est la partie distale du membre supérieur et comprend plusieurs os, soit les carpes, les métacarpes et les phalanges.

Figure 2.2. Schéma du membre supérieur. Illustration tirée de Clemente 2007



L'articulation du coude est formée par la jonction de 3 os : l'humérus, l'ulna et le radius. À l'avant-bras, l'ulna se situe médialement et le radius latéralement. Ces

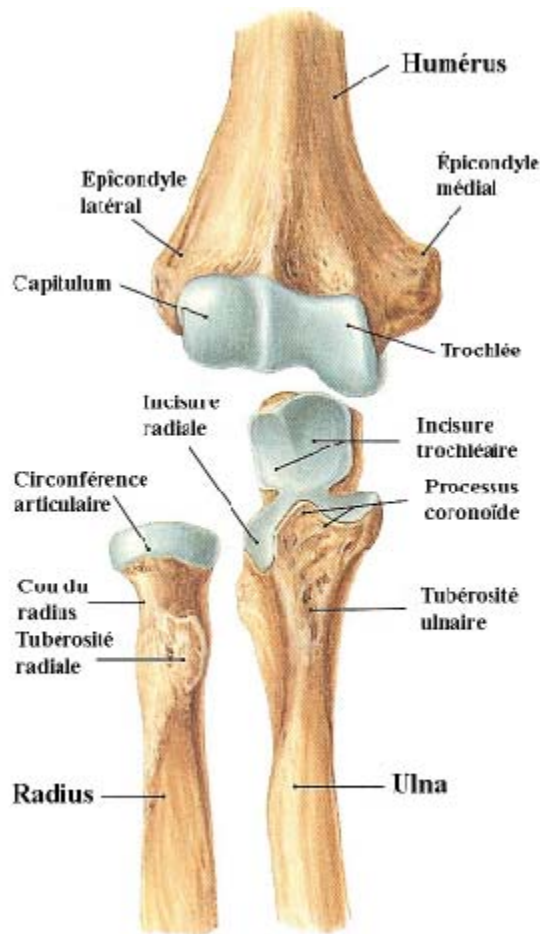
deux os sont unis par une membrane interosseuse constituée de fibres de collagène (Platzer, 2001).

Les os formant le coude sont reliés entre eux à travers trois articulations, soit l'articulation huméro-radiale, l'huméro-ulnaire et la radio-ulnaire proximale (Clemente, 2007). Pour ce travail, le terme « articulation distale de l'humérus » est utilisé afin de décrire l'ensemble des surfaces articulaires situées à l'extrémité distale de l'humérus, soit la trochlée et le capitulum. De plus, quoique l'articulation du coude soit constituée de plusieurs os, seul les surfaces articulaires de l'humérus seront analysées pour ce projet.

2.2.1.1 L'articulation huméro-ulnaire

Comme son nom l'indique, cette articulation est l'union de l'humérus et de l'ulna. Il s'agit d'une articulation de type trochléenne où se joignent la trochlée humérale et l'incisure trochléaire de l'ulna (Figure 2.3). Elle permet les mouvements de flexion / extension de l'avant-bras (Platzer, 2001).

Figure 2.3. Schéma illustrant l'articulation du coude. Illustration tirée de Clemente 2007



Sur l'humérus, cette articulation se nomme la trochlée et a la forme d'une poulie. Elle se compose de deux surfaces articulaires (médiale & latérale) dont la conjonction donne à l'articulation la forme d'un V inversé. La trochlée est constituée d'un creux en son centre et de deux crêtes osseuses sur les côtés (Platzer, 2001).

2.2.1.2 L'articulation huméro-radiale

Il s'agit d'une articulation de type condylienne où se joignent le capitulum de l'humérus et la fossette radiale (ou *fovea* articulaire) du radius (Figure 2.3) (Platzer,

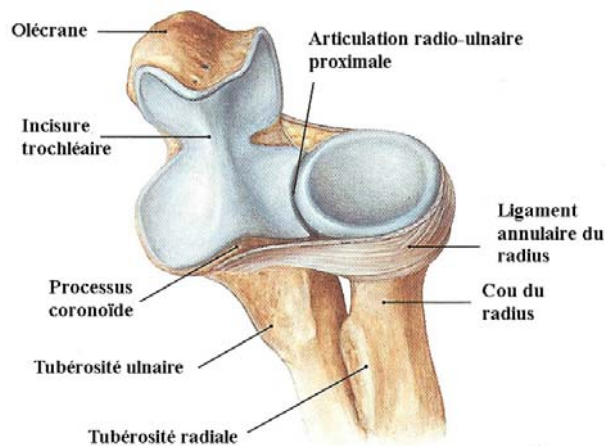
2001). Elle permet les mouvements de flexion / extension et de supination / pronation de l'avant-bras.

Le capitulum a une surface convexe, ce qui lui confère une forme de demi-sphère (Palastanga et al., 2006).

2.2.1.3 L'articulation radio-ulnaire proximale

Cette articulation est formée par la rencontre de la circonférence articulaire radiale (bord médial de la tête du radius), de l'incisure radiale de l'ulna et du ligament annulaire (Figure 2.4). Elle permet la rotation du radius autour de l'ulna, soit les mouvements de pronation / supination de l'avant-bras.

Figure 2.4. Schéma représentant l'articulation radio-ulnaire proximale. Illustration tirée de Clemente 2007



2.2.1.4 Les épicondyles

Les épicondyles sont les protubérances osseuses situées sur les côtés de l'articulation distale de l'humérus (Figure 2.3). Ce sont des lieux d'insertions

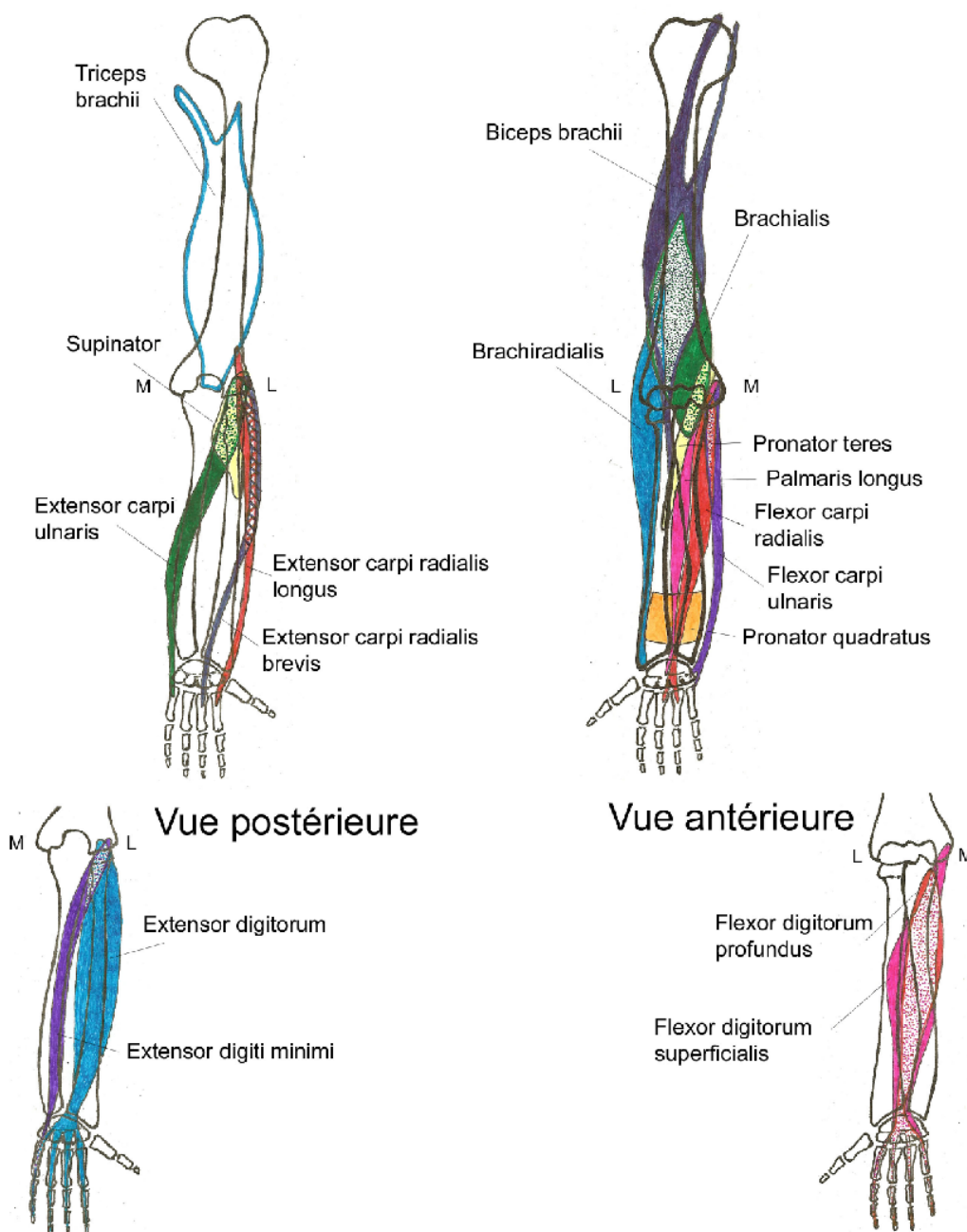
musculaires. L'épicondyle médial est proéminent et projeté chez les hominoïdes alors que l'épicondyle latéral est plus petit (Palastanga et al., 2006).

Chez tous les hominoïdes, les muscles qui ont pour origine l'épicondyle latéral ou médial passent par l'articulation du coude et y génèrent des forces transverses.

2.2.2 Muscles et mouvements

Comme l'illustre l'image 2.5, de nombreux muscles s'insèrent ou traversent le coude. Ils sont associés aux mouvements du bras, de l'avant-bras, du poignet et des doigts. Dans ce texte, seuls les mouvements permettant les actions principales lors de la locomotion arboricole et seuls les muscles qui passent ou s'insèrent au niveau du coude seront abordés car ces derniers pourraient possiblement influencer la morphologie de l'articulation distale de l'humérus.

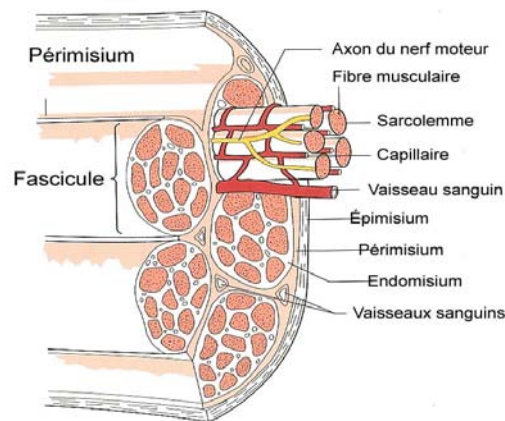
Figure 2.5. Schéma illustrant les muscles associés à l'articulation du coude



L'unité structurelle d'un muscle est la fibre (Figure 2.6). Chaque fibre est composée de plusieurs myofibrilles et est recouverte par l'endomysium qui la sépare des fibres voisines tout en les connectant ensemble. Cet amalgame constitue un fascicule. Le perimysium unit les fascicules entre eux et c'est ce regroupement, entouré de l'épimysium, qui forme le muscle (Palastanga et al., 2006; Lorenz &

Campello, 2001). Le nombre de fibres qui composent un muscle représente sa force et se mesure par sa taille en coupe transverse. Quant à l'amplitude d'un muscle, elle est déterminée par la longueur des fibres musculaires (Lorenz & Campello, 2001; Hildebrand, 1988b).

Figure 2.6. Schéma des structures internes d'un muscle. Illustration tirée de Palastanga 2006

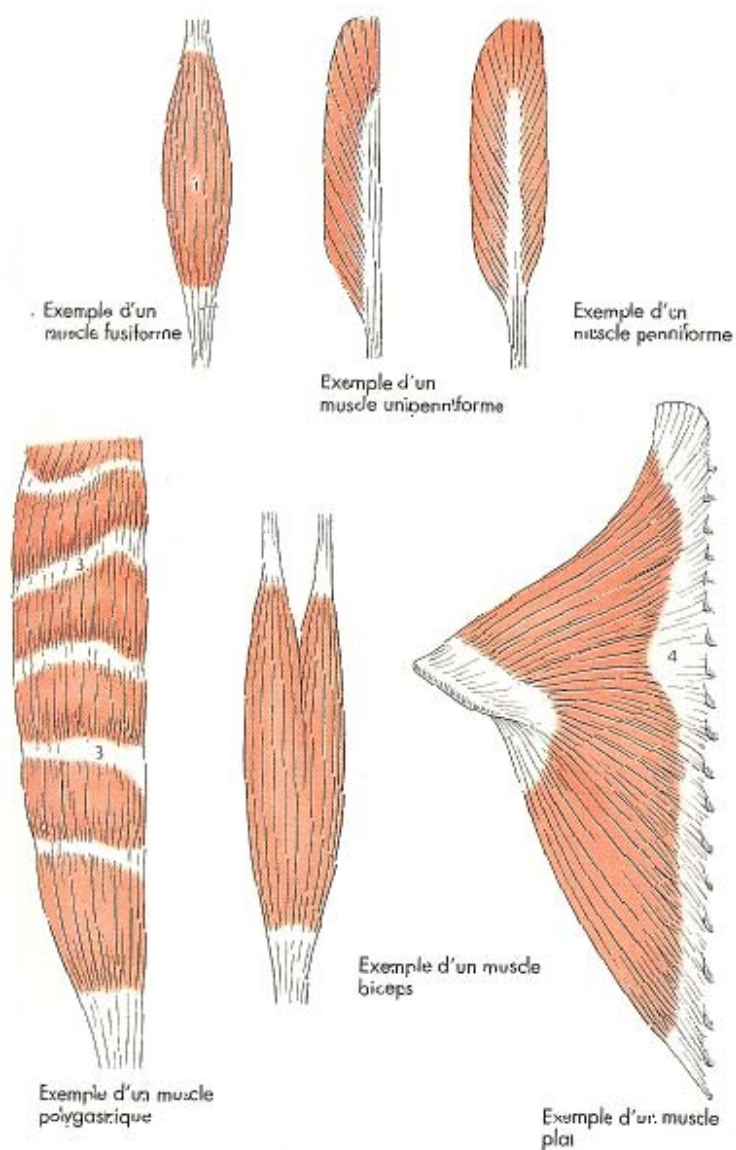


Lors d'un mouvement, le cerveau envoie des signaux pour stimuler les muscles qui seront responsables du mouvement, ce sont les muscles synergistes. Les muscles qui servent à contrôler le mouvement en produisant l'action opposée sont qualifiés d'antagonistes (Platzer, 2001). Lorsqu'il est stimulé, le muscle répond par une contraction qui peut être de deux types : anisométrique et isométrique (Lorenz & Campello, 2001). La première catégorie comprend les contractions concentriques et excentriques pour lesquelles on observe un changement dans la taille du muscle. La contraction concentrique a pour résultat que le muscle se rapetisse afin de créer le mouvement désiré. Lors de la contraction excentrique, les muscles synergistes et antagonistes se contractent, mais, comme les antagonistes reçoivent plus de signaux du cerveau, le résultat est un allongement du muscle en un mouvement lent et contrôlé. On appelle isométrique une contraction pour laquelle le muscle se contracte de plus en

plus sans pourtant changer de taille (Lorenz & Campello 2001). À titre d'exemple, le cas où un serveur débarrasse une table de clients et que d'une main il tient les assiettes et de l'autre en ajoute sur celles déjà dans la main. Son bras porteur est fléchi et reste dans la même position malgré l'ajout de charge supplémentaire. Il est à noter que toute contraction musculaire impose un stress sur l'os et ses articulations.

L'agencement des fibres d'un muscle peut se faire uniquement de deux manières; d'une part, les fibres peuvent être parallèles à l'axe de contraction du muscle ou, d'autre part, être en diagonale (Figure 2.7). Les muscles pour lesquels les fibres sont parallèles sont dits fusiformes. Ils ont une grande amplitude de mouvement, mais une puissance réduite. En revanche, lorsqu'un muscle est traversé par un tendon sur lequel s'insèrent obliquement les fibres, il s'agit d'un muscle penniforme. Cette organisation augmente le nombre de fibres et confère au muscle une grande puissance alors que son amplitude de mouvement est réduite car les fibres sont plus courtes (Lorenzo & Campello 2001, Palastanga).

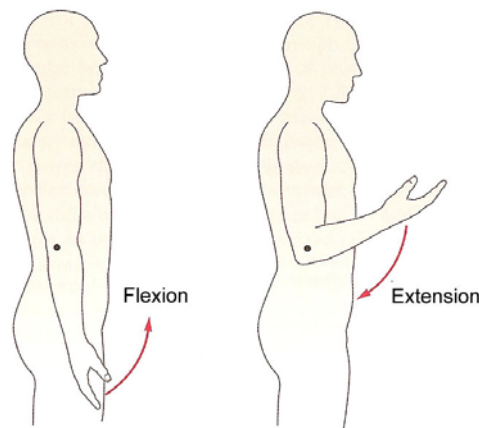
Figure 2.7. Schéma illustrant les types de muscles (Platzer 2001)



2.2.2.1 Flexion / Extension de l'avant-bras

Comme l'indique la figure 2.8, la flexion de l'avant-bras est le mouvement qui consiste à diriger l'avant-bras vers le bras en amenant la main vers l'épaule.

Figure 2.8. Schéma illustrant les mouvements de flexion / extension de l'avant-bras. Illustration tirée de Palastanga et al. 2006.



Les muscles principalement responsables de cette action sont : le *biceps brachii*, le *brachialis*, le *pronator teres* et le *brachioradialis* (Figure 2.5) (Palastanga et al., 2006). Le *brachioradialis* est un muscle de réserve qui est actif quand la main est en position de pronation ou de semi-pronation lors d'une flexion rapide ou avec résistance (Pauly et al., 1967).

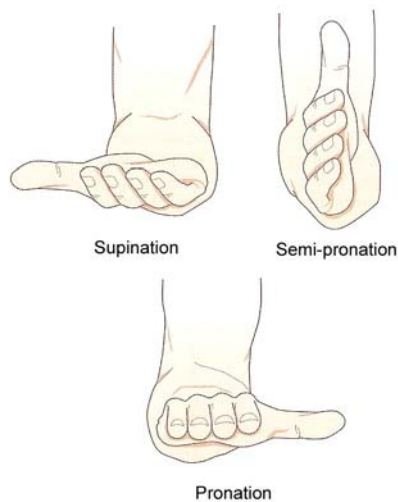
Chez les hominoïdes, les déplacements arboricoles étant primordiaux dans le répertoire locomoteur, les muscles les plus développés sont ceux qui aident l'individu à se suspendre et à soutenir son poids. C'est pourquoi ce sont les fléchisseurs et non les extenseurs qui sont généralement plus puissants (Hunt, 1991; McHenry & Corruccini, 1975; Thorpe et al., 1999).

Pour ce qui est de l'extension de l'avant-bras, il s'agit du mouvement qui permet de ramener l'avant-bras en ligne droite avec le bras lorsque le membre supérieur est fléchi (Figure 2.8). Le seul muscle responsable de cette action est le *triceps brachii* (figure 2.5) (Palastanga et al., 2006).

2.2.2.2 Pronation / Supination de l'avant-bras

La pronation et la supination sont des mouvements de rotation du radius autour de l'ulna. Comme le montre la figure 2.9, à partir de la position anatomique, la pronation tourne la main de manière à ce que la paume soit orientée postérieurement. Le radius et l'ulna sont alors croisés.

Figure 2.9. Schéma illustrant les mouvements de pronation / supination. Illustration tirée de Palastanga et al 2006



Les muscles sollicités lors de cette action sont : le *pronator teres*, le *pronator quadratus*, le *flexor carpi radialis longus* ainsi que le *palmaris longus* (Figure 2.5) (Palastanga et al., 2006). Le *pronator quadratus* et le *pronator teres* agissent simultanément lors de la pronation.

Les mouvements de pronation / supination sont essentiels pour faciliter la suspension sous-branches (Rose, 1988a). Les hominoïdes ont donc développé une morphologie de l'articulation du coude qui leur procure une grande amplitude pour cette action. Ils sont capables d'un mouvement à 180 degrés, comparativement à la capacité de 90 degrés des cercopithécoïdes (O'Connor & Rarey, 1979).

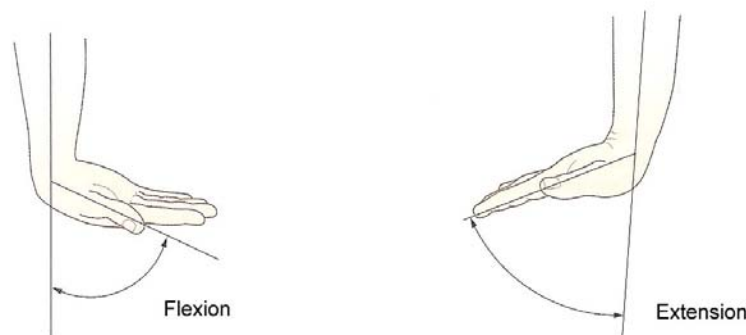
En ce qui a trait à la supination, elle s'effectue lorsque l'avant-bras est en pronation et permet de retourner la main pour que la paume soit orientée antérieurement (Figure 2.9). Le radius et l'ulna sont alors parallèles. Les muscles utilisés pour effectuer ce mouvement sont : le *supinator*, le *biceps brachii* et le *brachioradialis* (Figure 2.5) (Palastanga et al., 2006).

Chez les hominoïdes, lorsque la supination se fait lentement ou rapidement avec l'avant-bras en extension, le *supinator* est le seul muscle actif. Par contre, une supination rapide avec un avant-bras fléchi, nécessite la collaboration du *biceps brachii*. De plus, tout mouvement de supination avec une résistance demande la coopération du *biceps brachii* (Travill & Basmajian, 1961). Donc, le *biceps brachii* est subordonné et sert à accroître la vitesse d'exécution du mouvement ou la force (Tuttle et al., 1992).

2.2.2.3 Flexion / Extension du poignet

En se référant à la figure 2.10, on observe que la flexion du poignet, en position anatomique, consiste à diriger la main antérieurement. De cette manière, la main n'est plus en ligne droite avec l'avant-bras, mais dans un angle d'environ 90 degrés.

Figure 2.10. Schéma illustrant les mouvements de flexion / extension du poignet. Illustration tirée de Palastanga et al 2006



Les muscles responsables de cette action sont : le *flexor carpi radialis*, le *flexor carpi ulnaris*, le *palmaris longus* ainsi que les fléchisseurs des doigts (Figure 2.5) (Palastanga et al., 2006).

Or, une expérience sur l'activité du *flexor carpi ulnaris* et *flexor carpi radialis* lors du « knuckle-walking » démontre que ces muscles sont hautement stimulés (Tuttle & Basmajian, 1974). Le *flexor carpi radialis* apparaît comme étant particulièrement important pour prévenir l'adduction extrême du poignet, mais il pourrait aussi servir à contrôler l'extrême extension du poignet lors du « knuckle-walking » (Tuttle & Basmajian, 1974).

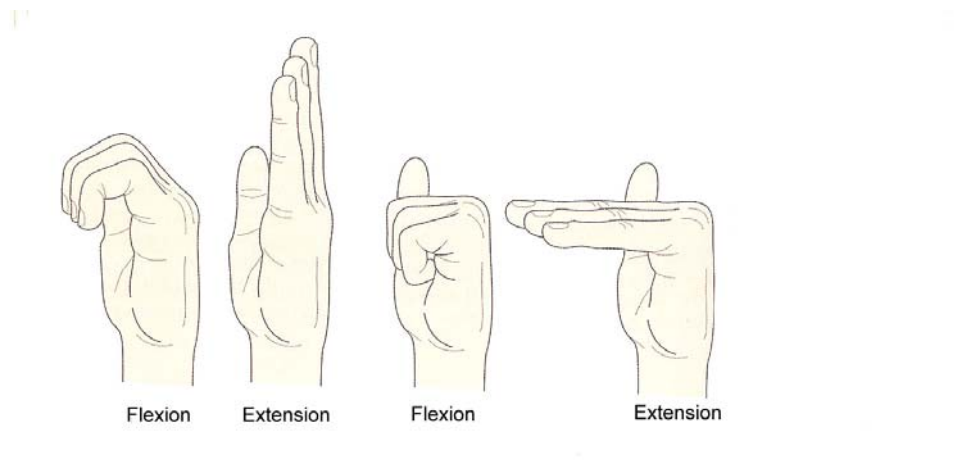
En outre, l'extension du poignet consiste, en position anatomique, à diriger la main postérieurement afin qu'elle ne soit plus alignée avec l'avant-bras. Comme l'illustre la figure 2.12, la main est alors positionnée dans un angle d'environ 90 degrés. Les muscles stimulés pour cette action sont : l'*extensor carpi radialis longus*, l'*extensor carpi radialis brevis* ainsi que les extenseurs des doigts. Ces muscles ont la capacité, lorsqu'ils sont contractés, de déplacer latéralement le radius et l'ulna (Drapeau, 2008).

Fait surprenant, malgré que le poignet soit en extension lors du « knuckle-walking », une expérience a démontré que l'*extensor carpi ulnaris* est pratiquement inactif (Tuttle & Basmajian, 1974).

2.2.2.4 Flexion / Extension des doigts

Comme le montre la figure 2.11, la flexion des doigts se décrit comme l'action de diriger les doigts vers la paume de la main. La flexion peut être produite à l'articulation métacarpo-phalangienne ou inter-phalangienne (Palastanga et al., 2006).

Figure 2.11. Schéma illustrant les mouvements de flexion / extension des doigts.
Illustration tirée de Palastanga et al 2006



Le groupe des hominoïdes possède des muscles fléchisseurs des doigts très puissants. Il s'agit d'une caractéristique adaptative pour la locomotion arboricole et la nécessité d'avoir une prise manuelle solide sur les branches auxquelles l'individu se suspend. D'ailleurs, le *flexor digitorum profundus* constitue 44 % de la musculature servant à la flexion de l'avant-bras chez le gorille (Tuttle & Basmajian, 1974). Par conséquent, les muscles *flexor digitorum profundus* et *flexor digitorum superficialis* sont particulièrement stimulés lors de la suspension sous-branches et de la grimpe verticale. Cependant, des études ont révélé que le *flexor digitorum profundus* ainsi que le *flexor digitorum superficialis* montrent un très faible taux d'activité lors du « knuckle-walking » (Tuttle & Basmajian, 1974; Susman & Stern, 1979; Tuttle et al., 1972).

2.3 Locomotion chez les hominoïdes

À l'intérieur du groupe des hominoïdes, les grands singes ont tous en commun l'utilisation de la suspension sous-branches. Par conséquent, ils partagent des synapomorphies spécifiques pour ce mode de locomotion (Hunt, 1991).

Les hominoïdes ont une surface glénoïde de la scapula (articulation avec la tête de l'humérus) orientée latéralement qui positionne les bras sur le côté du corps et non antérieurement comme chez la plupart des espèces quadrupèdes terrestres (Larson, 1996). Cette adaptation, combinée à une cage thoracique large et peu profonde, leur permet de grimper avec aisance aux troncs des arbres. De plus, pour permettre une flexion / extension du coude dans le plan sagittal soit à l'avant du corps, les hominoïdes sont caractérisés par une torsion de la diaphyse qui permet à la tête humérale de s'articuler médialement tout en orientant l'extrémité distale de l'humérus dans le plan coronal. Cette particularité facilite aussi la manipulation des objets en positionnant les mains à l'avant du corps.

Lors de la suspension sous-branches, la masse corporelle est supportée uniquement par une prise manuelle qui nécessite une activité musculaire puissante et de longue durée (Hunt, 1991). Les hominoïdes, dont la masse corporelle est importante, ont besoin de puissants muscles fléchisseurs des doigts. L'épicondyle médial de l'humérus est proéminent afin d'assurer une insertion adéquate aux muscles fléchisseurs qui s'y attachent (McHenry & Corruccini, 1975; Morbeck & Zihlman, 1988). Ces muscles comptent pour 40 % de la musculature de l'avant-bras (Rose, 1988b). Lors des déplacements arboricoles, la trochlée permet la stabilisation de l'articulation alors qu'elle résiste aux forces de cisaillement qui tentent de disloquer latéralement ou médialement l'articulation du coude (Rose, 1988a; Sarmiento, 1987; Drapeau, 2008). La trochlée est large et possède une crête latérale qui consolide son articulation avec l'ulna (McHenry & Corruccini, 1975). De plus, pour répondre à la nécessité d'une extension complète du coude, le processus olécrânien de l'ulna est court et s'introduit dans une fosse olécrânienne relativement profonde (Fleagle, 1983; Morbeck & Zihlman, 1988; Tuttle & Cortright, 1988).

Finalement, le poignet est très mobile et peut réaliser divers mouvements comme la flexion dorsale et palmaire ainsi que l'adduction. Ces mouvements sont facilités par l'orientation et l'élasticité des ligaments des carpes et par le fait que l'ulna distal participe minimalement dans l'articulation du poignet (Tuttle & Cortright, 1988).

Néanmoins, une certaine variabilité morphologique est aussi observable chez les hominoïdes. Elle reflète les particularités associées aux différences de taille et de modes de locomotion chez ces espèces.

2.3.1 *Pongo* et la locomotion à quatre membres

Le mode de locomotion employé par l'orang-outan diffère du type de suspension sous-branches utilisée par les grands singes africains. L'orang-outan étant majoritairement arboricole dans ses déplacements, il a développé une technique spécifique lui permettant de se mouvoir aisément dans les arbres en dépit de sa masse corporelle imposante (Garber, 1963; Knott & Kahlenberg, 1963; Preuschoft, 2004). Il se déplace en utilisant ses quatre membres, dont trois servent constamment de support. La main ou le pied libre cherche un nouveau point d'appui lorsque les trois autres membres sont bien agrippés, de sorte qu'à l'image des alpinistes, l'orang-outan ne déplace qu'un membre à la fois (Knott & Kahlenberg 1963; Mackinnon 1974; McCrossin et al. 1998; Thorpe & Crompton 2006; Tuttle & Cortright 1988; Morbeck & Zihlman 1988; Preuschoft & Demes 1984). Les adaptations morphologiques propres à l'orang-outan répondent à ses besoins particuliers de mobilité des articulations, d'agilité des déplacements et de force musculaire (Morbeck & Zihlman, 1988).

Chez l'orang-outan, les membres supérieurs sont particulièrement longs, très mobiles et puissamment musclés (Jungers, 1985). L'allongement de l'avant-bras serait une réponse à cette forme de locomotion très spécialisée.

La mobilité du membre supérieur se reflète sur la morphologie de l'humérus, de l'ulna et du radius. La trochlée humérale est large et possède des bords médial et latéral séparés par une profonde gouttière, ce qui alloue une grande mobilité à l'articulation du coude tout en évitant la dislocation du membre. Cette adaptation se traduit sur l'incisure trochléaire de l'ulna par une crête centrale proéminente (Conroy &

Fleagle, 1972; Morbeck & Zihlman, 1988). La forme particulièrement arrondie du capitulum confère au coude une grande amplitude de mouvements.

Une capacité de préhension hors pair est essentielle à la locomotion des orangs-outans. C'est pourquoi ils possèdent une main très longue dont les articulations sont flexibles (Morbeck & Zihlman, 1988). Les métacarpes et phalanges des doigts II à V sont longs et courbés (Tuttle & Cortright, 1988). Cette courbure sert à minimiser l'effort musculaire demandé pour maintenir les forces de flexion dans les doigts.

En conclusion, alors que l'orang-outan est le plus gros primate arboricole, il a développé un mode de locomotion et une morphologie propre à sa condition unique lui permettant de se déplacer de façon sécuritaire dans les arbres.

2.3.2 *Pan* & *Gorilla* : combinaison « knuckle-walking » et suspension sous-branches

Le « knuckle-walking » est un mode de locomotion exclusif aux gorilles et aux chimpanzés. Son apparition est importante au cours de l'hominisation puisqu'elle est associée à la création du clade qui comprend les grands singes africains (*Pan* et *Gorilla*) et les humains modernes (Richmond & Strait, 2000; Susman & Stern, 1991; Tuttle, 1967). Ce mode de locomotion a la particularité de permettre une combinaison de déplacements de types arboricole et terrestre. Alors que les grands singes africains se déplacent dans les arbres en utilisant la grimpe verticale et la suspension sous-branches, ils ont développé une morphologie alternative qui leur permet d'effectuer des déplacements au sol tout en conservant les capacités fonctionnelles nécessaires pour se mouvoir aisément dans les arbres (Richmond et al., 2001). Au sol, les membres supérieurs sont en pronation avec le coude en extension tandis que le poignet et les doigts sont fléchis (Tuttle & Basmajian, 1974). De cette manière, le poids de l'animal repose principalement sur les phalanges intermédiaires et cela sans que le pouce touche au sol (Jenkins & Fleagle, 1975; Patel & Carlson, 2007; Tuttle, 1967; Tuttle et al.,

1974; Tuttle & Basmajian, 1974). Les pieds, quant à eux, demeurent en position palmigrade.

Par ailleurs, les grands singes africains se positionnent légèrement différemment lorsqu'ils pratiquent le « knuckle-walking » (Kivell & Schmitt, 2009). Les chimpanzés se déplacent avec les coudes partiellement fléchis alors que les gorilles ont les avant-bras en extension complète afin de les aligner avec la main (Kivell & Schmitt, 2009; Tuttle et al., 1983). De plus, les gorilles sont plus souvent terrestres puisque leur masse corporelle est plus élevée que celle des chimpanzés (Remis, 1995).

Les grands singes africains ont donc développé une morphologie de compromis leur permettant de se déplacer au sol tout en préservant le complexe de traits essentiels à l'arboricolisme (Larson & Stern, 2007; Richmond et al., 2001). Grâce à une réorientation des fibres musculaires, il leur a été possible de gagner de la force musculaire sans toutefois augmenter significativement la taille de leurs muscles. Comme il a été mentionné précédemment, la puissance d'un muscle est calculée en fonction du nombre de fibres musculaires qui le constitue. Les grands singes africains nécessitant une grande force musculaire au niveau de l'avant-bras pour les déplacements arboricoles, il y a donc eu une pression sélective en faveur de muscles de type penniformes. La conséquence de cette modification est que ces espèces possèdent désormais des muscles de l'avant-bras puissants, mais qui s'étirent peu car ils sont plus courts (Susman & Stern, 1979). Ainsi, lorsque la main est en hyper-extension à l'articulation métacarpo-phalangienne (lorsque les phalanges sont dirigés postérieurement et non en ligne avec les métacarpes), leurs doigts sont incapables de faire une extension complète. C'est pourquoi ils conservent les doigts fléchis et s'appuient alors sur leurs phalanges intermédiaires lorsqu'ils sont quadrupèdes terrestres.

Les grands singes africains chargent leurs membres supérieurs avec d'importantes forces de compression. Celles-ci sont distribuées sur les os du coude, du poignet, des métacarpes ainsi que sur les phalanges intermédiaires et proximales des doigts II à V (Richmond et al., 2001). Cette position particulière fait en sorte que pour le « knuckle-walking », les gorilles et les chimpanzés nécessitent une grande stabilité

des articulations de l'avant-bras (coude, poignet, doigt) pour leurs déplacements terrestres (McHenry & Corruccini, 1983).

Les grands singes africains ont donc une morphologie particulière du membre supérieur qui correspond à leur répertoire locomoteur spécifique. De nombreuses études portent sur les caractéristiques adaptatives observables au niveau de l'épaule, du poignet et des doigts, mais peu d'entre elles traitent de l'articulation du coude qui pourtant subit aussi d'importants stress. Il est donc intéressant de se pencher sur la morphologie de cette structure.

2.3.3 *Homo* et la bipédie

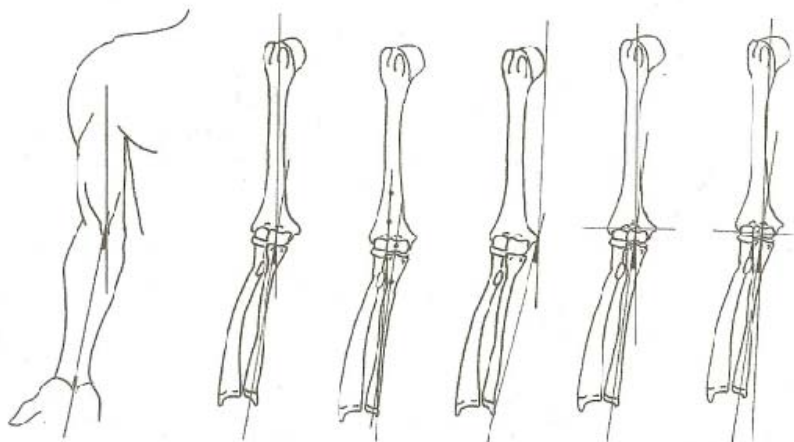
Les humains modernes se distinguent des autres hominoïdes par leur mode de locomotion exclusivement terrestre (McHenry & Temerin, 1979). Les membres supérieurs ne sont donc pas utilisés lors des déplacements et se retrouvent ainsi libérés de toutes contraintes locomotrices. Ils peuvent désormais servir pour de nouvelles fonctions comme la fabrication d'outils ou le transport d'objets (Jungers, 1985; Oxnard, 1998; Marchi, 2005). La main acquiert alors de nouvelles caractéristiques qui lui permettent une manipulation de précision spécifique au genre *Homo* (Morbeck & Zihlman, 1988; Preuschoft, 1979). La force appliquée sur les métacarpes et phalanges lors de la fabrication ou manipulation d'outils n'est pas comparable en magnitude à celles qui ont lieu lors de la locomotion. La morphologie de la main et du membre supérieur se transforme donc peu à peu (Preuschoft, 2004).

Une caractéristique qui distingue les humains du groupe hominoïde consiste en la déviation latérale (*varus*) de l'avant-bras. Cette caractéristique se définit comme étant l'angle formé entre l'axe long de l'humérus et l'axe long de l'ulna lorsque le membre est en extension et l'avant-bras en supination (Figure 2.12) (Aiello & Dean, 1990; Potter, 1895; Steindler, 1955; Steel & Tomlinson, 1958; Thompson, 1924).

L'amplitude de cet angle est déterminé par la forme de la trochlée (Aiello & Dean, 1990).

Lors d'une position de pronation, l'angle disparaît de sorte que l'avant-bras se retrouve alors aligné avec le bras. Cette caractéristique morphologique facilite alors la préhension et la manipulation des objets (Potter, 1895; Aiello & Dean, 1990). En termes évolutionnistes, il pourrait s'agir d'une explication mécanique au contexte d'utilisation et de fabrication des outils. De plus, ce trait semble être une conséquence directe de l'utilisation du membre supérieur puisque plusieurs études constatent une corrélation entre l'accroissement de l'angle et l'utilisation préférentielle d'un bras (Yilmaz et al., 2005; Tukenmez et al., 2004; Paraskevas et al., 2004) ainsi qu'avec l'augmentation de la masse musculaire (Paraskevas et al., 2004). Par contre, les femmes, dont la musculature est généralement moins développée, ont tendance à avoir un *varus* plus prononcé que les hommes. Cette morphologie ne semble cependant qu'être la conséquence d'une plus grande élasticité des ligaments et ne contredit donc pas les conclusions précédentes (Golden et al., 2007).

Figure 2.12 Schéma représentant diverses techniques de mesures de l'angle du *varus* de l'avant-bras. Illustration tirée de (Van Roy et al., 2005)



Bref, l'acquisition d'une bipédie complète est une caractéristique unique au genre *Homo* qui le distingue des autres hominoïdes actuels puisqu'elle implique l'abandon complet du milieu arboricole. Les quelques caractéristiques associées à l'arboricolisme que possède encore l'humain moderne sont donc des rétentions de traits, autrefois utiles à l'ancêtre commun, que nous partageons avec les grands singes et qui, dans certains cas, sont parfois requis pour de nouvelles fonctions.

CHAPITRE 3 : PROBLÉMATIQUE ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE

3.1 Problématique de recherche

Les principes de biomécanique ont démontré que le développement des articulations est affecté par la direction des charges ainsi que par la taille d'un individu. Le type de locomotion pourrait donc influencer la morphologie d'une articulation. En sachant que chez les hominoïdes, la taille et le mode de locomotion varient selon les espèces, l'objectif principal de ce projet est de vérifier si chez les hominoïdes actuels, les différences quant aux modes de locomotion se traduisent par des morphologies particulières de l'articulation distale de l'humérus chez chacune de ces espèces.

3.2 Hypothèses de recherche

H₀ = Chez les hominoïdes actuels, la locomotion n'a aucune influence sur la morphologie de l'articulation distale de l'humérus.

H_{1A} = D'une part, les espèces arboricoles devraient présenter une trochlée dont les surfaces articulaires sont orientées de façon à mieux résister aux forces de cisaillement. La trochlée devrait donc avoir un angle plus aigu entre ses surfaces articulaires. Alors que tous les grands singes pratiquent l'arboricolisme, mais à des degrés différents, il est attendu que *Pongo*, étant l'espèce la plus arboricole, possède la morphologie la plus prononcée. En outre, *Pan* pratique plus fréquemment le « knuckle-walking » que l'arboricolisme, mais se déplace plus souvent dans les arbres que *Gorilla*. Il devrait donc présenter une morphologie mieux adaptée pour l'arboricolisme que *Gorilla*, mais moins marquée que chez *Pongo*.

D'autre part, les espèces « knuckle-walkers » (*Pan* et *Gorilla*) devraient présenter une orientation des surfaces articulaires permettant de mieux résister aux charges axiales. La trochlée devrait donc avoir un angle plus ouvert entre ses deux

surfaces articulaires. *Gorilla* étant l'espèce qui utilise plus souvent le « knuckle-walking », il devrait présenter la morphologie la plus accentuée.

Par ailleurs, les humains n'utilisent pas leur membre supérieur pour la locomotion et imposent donc à l'articulation du coude des charges très réduites par rapport à ce qui est observé chez les grands singes. Ainsi, les humains devraient présenter une morphologie différente des autres espèces où l'orientation des surfaces articulaires de la trochlée ne devrait pas correspondre à l'angle plus fermé des espèces arboricoles ou à l'évasement attendu chez les espèces « knuckle-walkers ».

Cette hypothèse est d'abord basée sur le fait que les grands singes utilisent la suspension sous-branches lors des déplacements arboricoles. Ceci implique que l'animal soutient la totalité de son poids grâce à sa prise manuelle sur la branche. Les muscles fléchisseurs des doigts et du poignet imposent alors d'importantes forces de cisaillement au niveau de l'articulation puisqu'ils traversent le coude obliquement. Un angle plus fermé du V de la trochlée orienterait les surfaces articulaires de manière à ce qu'elles soient perpendiculaires aux charges ce qui leur permettrait de mieux y résister.

Ensuite, les espèces « knuckle-walkers » imposent majoritairement leur poids sur un membre supérieur qui est en extension et appuyé sur le sol. Ainsi, les forces traversant le coude sont axiales puisqu'elles proviennent du contact avec le sol. Les surfaces articulaires devraient donc être le plus perpendiculaires possible aux charges pour une meilleure distribution des stress. Cette orientation des surfaces implique que le V de la trochlée soit plus ouvert.

Pour vérifier cette hypothèse, six angles ont été calculés à partir des données 3D afin de déterminer la l'orientation relative de chaque surface. Sur la face distale, l'orientation des surfaces articulaires de la trochlée par rapport à l'axe long de la diaphyse a été estimée ainsi que l'angle entre les deux surfaces. Sur la face antérieure, l'orientation des surfaces articulaires par rapport à un axe médio-latéral défini par les deux épicondyles a été déterminée de même que l'angle entre les deux surfaces.

H₁B = Chez les espèces « knuckle-walkers », l'axe long de la diaphyse aura tendance à être plus au centre par rapport à l'articulation distale de l'humérus. Cette tendance devrait être plus prononcée chez *Gorilla* puisqu'il s'agit de l'espèce utilisant le plus fréquemment le « knuckle-walking ».

Cette hypothèse est basée sur le principe qu'une charge est mieux absorbée si elle est distribuée également sur les surfaces articulaires. Les espèces « knuckle-walkers » imposent à l'articulation du coude d'importantes forces axiales qui seraient mieux absorbées si elles étaient distribuées également entre la surface articulaire du radius et celle de l'ulna.

Pour tester cette hypothèse, la distance entre le prolongement de l'axe long de la diaphyse et le creux de la trochlée a été mesurée à partir des coordonnées 3D. Cette mesure permet d'estimer la position relative de la trochlée par rapport à la diaphyse.

H₁C = Puisqu'il y a une grande variation de la masse corporelle chez les hominoïdes, la largeur des surfaces articulaires devrait être corrélée avec la taille des individus.

Cette hypothèse relève du principe qu'une surface articulaire résiste mieux à une charge si cette dernière est répartie sur une grande aire. Donc plus la masse corporelle d'un individu augmente, plus les charges imposées sur l'articulation sont importantes et devraient alors être distribuées sur une plus grande surface.

Cette hypothèse a été vérifiée par le calcul de la largeur des surfaces médiale et latérale de la trochlée ainsi que du capitulum.

H₁D = Pour toutes les caractéristiques étudiées, les résultats obtenus sur la face distale devraient être différents de ceux obtenus sur la face antérieure chez les espèces qui utilisent leurs membres supérieurs pour la locomotion.

Cette hypothèse s'inspire du principe que, lors du « knuckle-walking » et de la suspension sous-branches, le membre supérieur est en extension complète. Ceci a pour conséquence d'imposer majoritairement les stress sur la face distale de l'humérus. Les articulations réagissant aux stimuli locaux, la face antérieure qui subit moins de charges ne devrait donc pas présenter les mêmes adaptations morphologiques.

Cette hypothèse a été testée en comparant les résultats de la face distale avec ceux de la face antérieure pour chacune des hypothèses précédentes.

CHAPITRE 4 : MATÉRIEL ET MÉTHODES

4.1 Description du matériel de recherche

L'échantillon squelettique (Tableau 4.1) comprend uniquement des membres du groupe hominoïde et se compose d'individus adultes appartenant aux genres *Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. Aucun individu démontrant des pathologies n'a été inclus dans ces analyses.

L'ensemble des humains anatomiquement modernes provient des collections archéologiques du Musée canadien des civilisations de Gatineau. Il s'agit d'Amérindiens (Colombie-Britannique, Manitoba, Ontario), d'Inuits Sadlermiut (Territoires du Nord-Ouest, incluant le territoire actuel du Nunavut) et d'Euro-qubécois, tous provenant de l'ère préindustrielle.

L'échantillon de grands singes africains (*Gorilla*, *Pan*) a été constitué à partir de la collection du Cleveland Museum of Natural History qui a aussi fourni six individus à l'échantillon d'orangs-outangs. Ces derniers proviennent principalement du Smithsonian National Museum of Natural History, Washington D.C. Tous les spécimens de grands singes ont vécu à l'état sauvage.

Tableau 4.1. Statistiques descriptives de l'échantillon

Genre	Espèce	Sous-espèce	Mâle	Femelle	Sexe Indéterminé
<i>Homo</i>	<i>sapiens</i>	<i>sapiens</i>	22	20	11
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>troglodytes</i>	16	13	
	<i>troglodytes</i>	<i>indéterminé</i>	1	1	
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	<i>gorilla</i>	6	11	
	<i>gorilla</i>	<i>indéterminé</i>	9	4	
<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>pygmaeus</i>	7	8	1
	<i>pygmaeus</i>	<i>abelii</i>	8	8	
	<i>pygmaeus</i>	<i>indéterminé</i>	1	2	1

4.2 Collecte des données 3D et linéaires

Dix points ont été digitalisés sur la diaphyse et sur l'articulation distale de l'humérus avec un appareil d'enregistrement de coordonnées tridimensionnelles (Microscribe 3DX, précision 0,23 mm). De plus, deux mesures linéaires ont aussi été effectuées à l'aide d'un vernier numérique sur chacun des ossements afin de décrire la largeur des surfaces articulaires. Ces mesures proviennent d'observations personnelles et ont été prises au centième de millimètres (Tableau 4.2 ; Figure 4.1).

Tableau 4.2. Définition des mesures 3D et linéaires

	Acronyme	Définition
Point 3D		
1	HSOMT	Sommet de la tête (en vue supérieure, point médian de l'axe médio-latéral et de l'axe postéro-antérieur)
2	HDIS	Point médian de l'axe médio-latéral de la diaphyse distale sur la surface antérieure
3	HLMA	Point médian de la lèvre médiale de la trochlée antérieure
4	HTRA	Point médian du creux de la trochlée antérieure
5	HLLA	Point médian de la lèvre latérale de la trochlée antérieure
6	HLMI	Point médian de la lèvre médiale de la trochlée inférieure
7	HTRI	Point médian du creux de la trochlée inférieure
8	HLLI	Point médian de la lèvre latérale de la trochlée inférieure
9	HEM	Point le plus saillant de l'épicondyle médial
10	HEL	Point le plus saillant de l'épicondyle latéral
Mesure linéaire		
11	HDML	Largeur totale de la surface articulaire distale
12	HTML	Largeur de la trochlée

Figure 4.1. Points 3D et mesures linéaires prises sur l'humérus



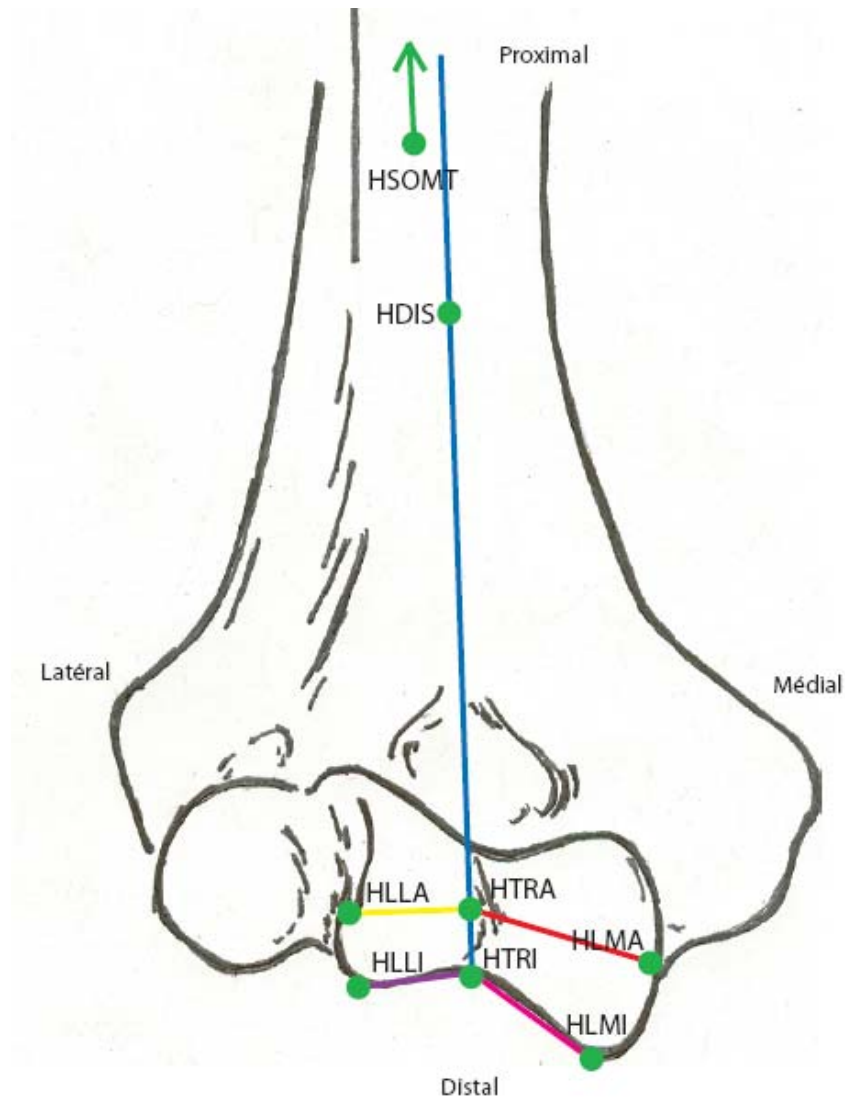
4.3 Mesures obtenues à partir de la prise de données 3D et linéaires

4.3.1 Calcul des angles

L'objectif principal de ce projet était de calculer l'angle entre l'axe long de la diaphyse et les surfaces articulaires, ainsi que l'angle entre les surfaces elles-mêmes. Ces angles ont été calculés sur la face distale et sur la face antérieure.

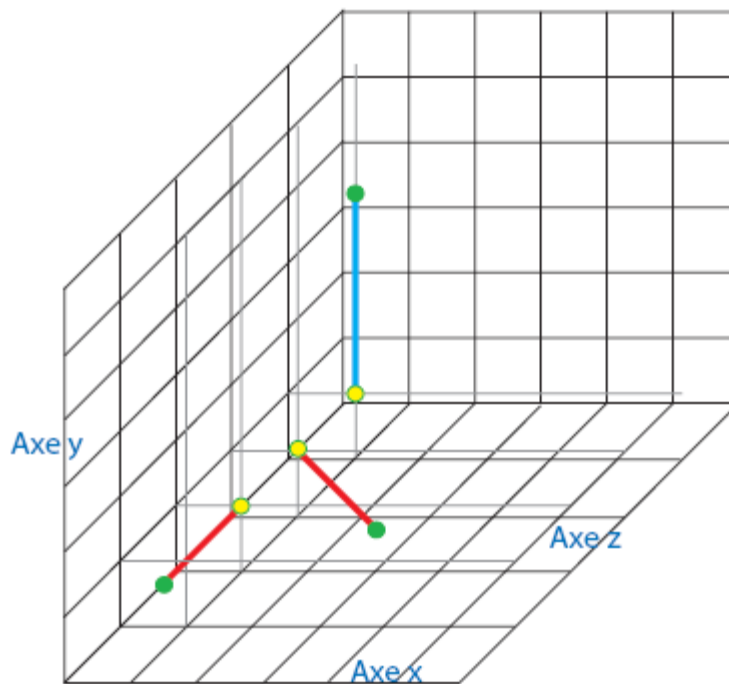
Pour ce faire, il a d'abord été nécessaire de relier les points 3D pour obtenir des lignes à partir desquelles les angles ont alors pu être calculés (Figure 4.2).

Figure 4.2. Schéma des lignes reliant les points 3D



Lors de la collecte de données, les points sont enregistrés directement sur l'os. Ils sont donc représentatifs de la position de la surface, mais les points ne se retrouvent pas tous dans le même plan bidimensionnel. Ainsi, les lignes produites entre les points ne se croisent pas. Il faut donc supprimer la dimension non-pertinente et faire en sorte que les lignes se retrouvent dans un même plan. Un exemple fictif permettra de mieux comprendre; ainsi à la figure 4.3, on montre trois lignes représentant l'axe long de la diaphyse (en bleu) et les deux surfaces articulaires de la trochlée (en rouge). Au départ, ces lignes ne se croisent pas, mais pourraient se rencontrer si elles se trouvaient plutôt dans un même plan selon les axes x et y. Les trois points en jaune partagent une même valeur pour le x et le y. Alors si la dimension z est écrasée (c'est-à-dire ignorée), les trois lignes se retrouveraient sur un même plan défini par l'axe x et l'axe y et, par conséquent, se croiseraient. De sorte que l'image initialement en trois dimensions est transposée dans un plan bidimensionnel.

Figure 4.3. Plan géométrique avec lignes dans des plans différents



Pour ce mémoire, les données 3D ont été réalignées selon l'axe x et l'axe y au moyen du logiciel GRF-ND (Slice, 1994). À cette fin, trois points ont été sélectionnés et ont reçu une valeur définie. La coordonnée $(0, 1, 0)$ a été accordée au point HSOMT, $(0, 0, 0)$ au point HDIS et $(-1, 0, 0)$ au point HLMI. Ce choix a été fait consciencieusement puisqu'il respecte la position anatomique des points par rapport à leur place dans le plan géométrique (Figure 4.4) et sont pratiquement tous au même niveau sur l'os ce qui les situe le plus possible dans le même plan coronal (Figure 4.5).

Figure 4.4. Humérus en vue antérieure avec axes x et y

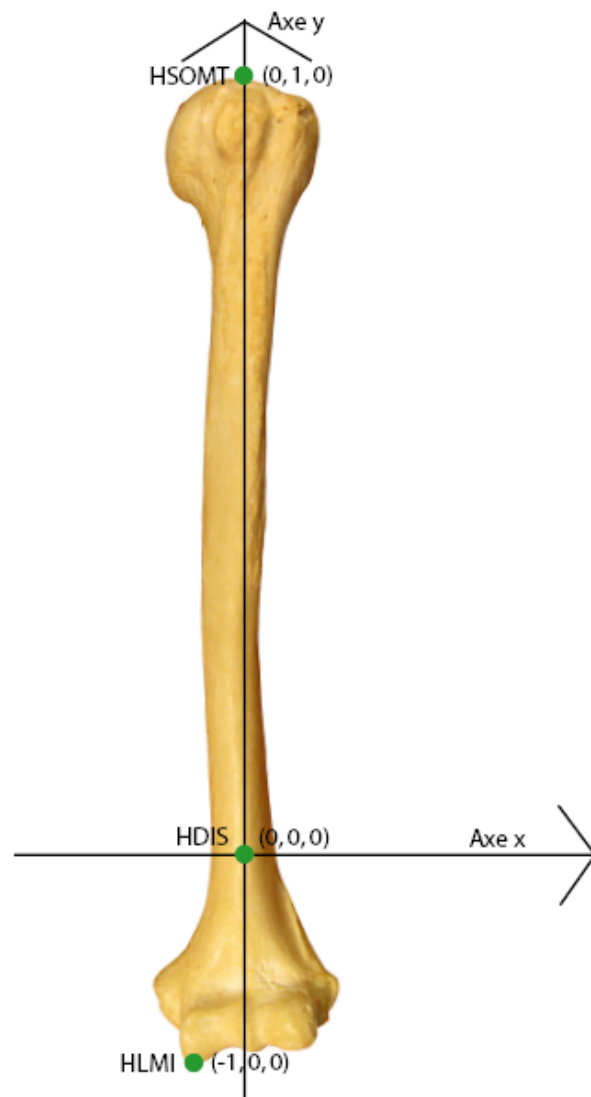
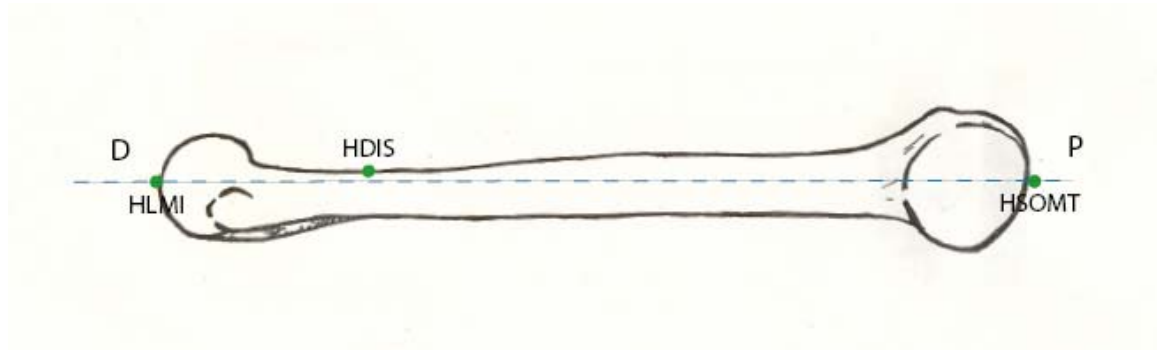


Figure 4.5. Humérus en vue médiale avec les trois points à un niveau similaire



Toutes les coordonnées 3D ont été réalignées par rapport à ces trois points et conservent alors une valeur absolue et non relative, de sorte que la valeur d'une coordonnée équivaut à sa distance en millimètres par rapport au point (0, 0, 0). Ainsi, puisque les points sont repositionnés dans l'axe z qui correspond désormais à l'axe antéro-postérieur, la 3^e dimension devient anatomiquement non-pertinente et peut alors être supprimée.

À partir de ces nouvelles valeurs où chaque ligne est définie par des coordonnées x et y ($x_1, y_1; x_2, y_2$), six angles ont été calculés (Tableau 4.3 ; Figure 4.6) avec le logiciel SAS v9.1.3 en utilisant la formule :

$$\tan \theta = (m_2 - m_1) / (1 + m_1 * m_2) \text{ où } m = (y_2 - y_1) / (x_1 - x_2).$$

Distalement, la position des surfaces articulaires de la trochlée a été évaluée par le calcul de l'angle compris entre la ligne représentant l'axe long de la diaphyse (trait reliant les points HSOMT et HDIS) et la ligne représentant la surface médiale (trait de HTRI à HLMI) ou latérale (trait de HTRI à HLLI).

Antérieurement, la position des surfaces articulaires a été déterminée à partir de leur orientation par rapport à une ligne fictive tracée entre les deux épicondyles (trait reliant les point HEM et HEL). Leur position est donc déterminée par l'angle entre celle-ci et les lignes correspondant à la surface médiale (de HTRA à HLMA) et à la surface latérale (trait de HTRA à HLLA).

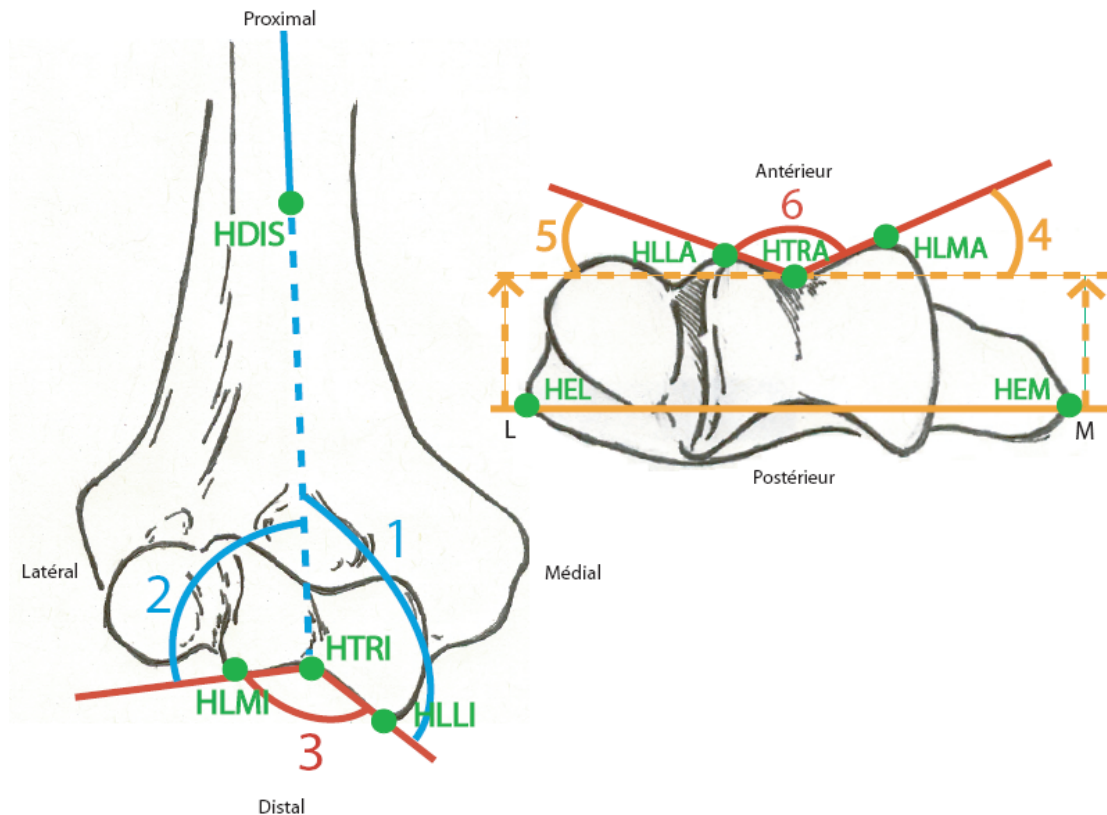
L'angle compris entre les deux surfaces articulaires a aussi été mesuré sur les faces distale et antérieure.

Tableau 4.3. Définition des angles

Angle	Nom	Définition
		Angle entre :
1	Dia-Med	l'axe long de la diaphyse et la surface médiale de la trochlée distale
2	Dia-Lat	l'axe long de la diaphyse et la surface latérale de la trochlée distale
3	Lat-Med D	la surface médiale et latérale sur la face distale
4	Épi-Med	l'axe médio-latéral défini par les épicondyles et la surface médiale de la trochlée antérieure
5	Épi-Lat	l'axe médio-latéral défini par les épicondyles et la surface latérale de la trochlée antérieure
6	Lat-Med A	la surface médiale et latérale sur la face antérieure

Figure 4.6. Schéma des angles calculés

À gauche, angles sur la face distale (vue antérieure) et à droite, angles sur la face antérieure (vue inférieure) :

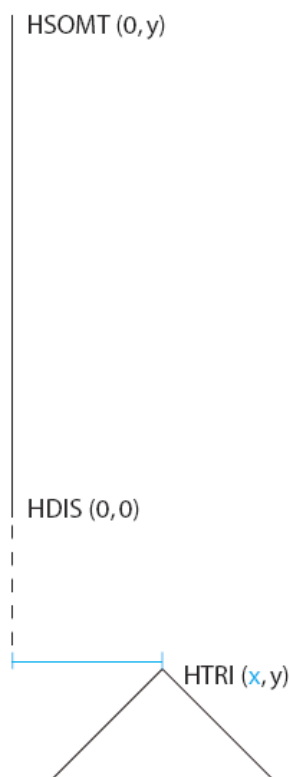


4.3.2 Estimation de la position de la trochlée

La position de la trochlée a été définie par l'emplacement du creux de l'articulation et située par rapport à l'axe long de la diaphyse. La valeur recherchée consiste alors en la distance entre le point HTRI (creux de la trochlée) et la ligne représentant l'axe long de la diaphyse définie par les points HSOMT et HDIS.

Les points de l'axe long de la diaphyse (HSOMT et HDIS) étant ceux utilisés pour réaligner les données initiales, ils possèdent alors un x dont la valeur est égale à 0. Ainsi, les coordonnées réalignées possèdent une valeur de x qui correspond à la distance entre l'axe long de la diaphyse et le point sélectionné. La position de la trochlée est alors égale à la valeur de x du point HTRI de chaque individu (Figure 4.7).

Figure 4.7. Schéma de l'estimation de la position de la trochlée



4.3.3 Calcul de la largeur des surfaces articulaires de la trochlée et du capitulum

Les différentes largeurs des surfaces articulaires ont été calculées par le calcul de la distance entre deux points 3D (Tableau 4.4) selon la formule :

$d = \sqrt{[(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2 + (z_2 - z_1)^2]}$, et effectuées avec le logiciel SAS v9.1.3.

Tableau 4.4. Points utilisés pour calculer les largeurs des surfaces articulaires

Surface articulaire	Distance entre les points :
médiale distale	HTRI-HLMI
latérale distale	HTRI-HLLI
médiale antérieure	HTRA-HLMA
latérale antérieure	HTRA-HLLA

La largeur du capitulum a été estimée à partir des mesures linéaires réalisées lors de la collecte de données initiale. Cette mesure n'ayant pas été effectuée directement sur les individus, il a été nécessaire de la calculer en utilisant la formule :

$d = \text{HDML} - \text{HTML}$ où HDML consiste en la largeur de l'articulation distale totale (mesure 11 sur Figure 4.1) et HTML = largeur de la trochlée (mesure 12 sur Figure 4.1). Ainsi, la mesure obtenue (HCAPL) comprend le capitulum et la *zona conoïda*.

Il a cependant été impossible de vérifier la validité de la prise des mesures puisque la collecte de données a été réalisée par trois personnes différentes qui n'ont pas mesuré les mêmes individus et que pour chaque cas les mesures n'ont été effectuées qu'une seule fois. Par contre, il s'agit de mesures standards et faciles à prendre ce qui permet de croire que la variation intra et inter-observateur devrait être faible et ne pas affecter la valeur des résultats.

4.4 Traitement des données

Tous les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel SPSS.16.0.2. Dans l'ensemble des cas, le seuil de signification a été fixé à 0,05.

Pour comparer des individus de différentes tailles, il est essentiel que les mesures linéaires soient ajustées en fonction de la taille propre de chaque individu. Pour ce faire, une taille centroïde individuelle a été déterminée grâce au logiciel Morphologika2 (O'Higgins & Jones, 2006). La taille centroïde consiste en la racine carrée de la somme des carrés des distances entre le centre géométrique et chaque coordonnée de chaque point 3D (Deckera et al., 2006). La taille centroïde a été calculée uniquement à partir des points 3 à 9 définissant ainsi la partie distale de l'humérus afin de ne pas influencer le résultat obtenu par la longueur de la diaphyse qui peut varier selon les espèces (par exemple, l'orang-outan possède un humérus particulièrement long) (Morbeck & Zihlman, 1988). Pour chaque individu, toutes les mesures linéaires, soit la position de la trochlée et la largeur des surfaces articulaires, ont été divisées par leur valeur de taille centroïde respective. Ce sont ces valeurs, ajustées en fonction de la taille de chacun, qui ont été utilisées pour les tests statistiques.

4.4.1 Comparaison de groupes

Le degré de différence entre les groupes *Homo*, *Gorilla*, *Pan* et *Pongo* a été calculé à l'aide d'un test de comparaison de moyenne par analyse de variance, soit un ANOVA à un facteur. L'homogénéité des variances a été déterminée par un test Post hoc; conséquemment un ajustement de type Bonferroni a été effectué lorsque la variance était homogène et un ajustement de type Tamhane T2 lorsqu'elle était hétérogène.

De plus, des tests de t appariés ont également été réalisés dans le but d'évaluer la différence entre le côté droit et le côté gauche, et d'estimer la différence entre l'orientation de la surface médiale et la surface latérale, entre les angles de la face distale et ceux de la face antérieure de même qu'entre la longueur des surfaces médiales et latérales.

4.4.2 Corrélation avec la taille

Pour chaque mesure, une régression linéaire a été effectuée afin de vérifier la présence d'une corrélation avec la taille des individus. La valeur utilisée pour la taille est la valeur de la taille centroïde.

L'ensemble des variables ont d'abord été testées afin de s'assurer de la distribution normale des données. Par ailleurs, la distribution des valeurs de taille chez *Gorilla*, quoique statistiquement normale, est plutôt bimodale et pourrait sembler être un reflet du dimorphisme sexuel de cette espèce. Chez les grands singes, toutes les espèces présentent un certain degré de dimorphisme sexuel pour lequel il faut toujours considérer l'influence lors des analyses. Par conséquent, puisque dans cette perspective toutes les mesures linéaires ont été divisées par la taille centroïde, la distribution observée chez *Gorilla* témoigne plutôt d'une différence quant à la taille des individus et non pas une d'une influence du sexe. De sorte que, chez cette espèce, la distribution particulière des données s'explique par la présence d'allométrie, phénomène qui consiste en une modification de la forme lorsque la taille augmente. Ainsi, pour confirmer que les corrélations relevées chez *Gorilla* sont valables, des tests de corrélation non-paramétriques ont aussi été effectués. Dans tous les cas, les résultats obtenus avec ces derniers tests correspondaient aux observations précédentes.

4.5 Sélection du côté droit

Les analyses ont été réalisées sur les humérus droits et gauches, mais seuls les résultats pour le côté droit seront présentés. La différence entre les deux côtés n'étant pas significative, il a été décidé qu'afin d'alléger la lecture, seulement les résultats pour l'humérus droit seraient traités étant donné que la quantité de données disponibles pour ce côté était plus élevée.

CHAPITRE 5 : PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

5.1 Variation de l'orientation des surfaces articulaires de la trochlée

5.1.1 Orientation des surfaces articulaires sur la face distale

L'orientation des surfaces articulaires a été estimée par le calcul de l'angle entre celles-ci et l'axe long de la diaphyse. Lorsqu'une surface semble être plus horizontale que verticale, elle est décrite comme étant orientée dans l'axe médio-latéral. Dans le cas contraire où une surface serait plutôt verticale, elle est décrite comme étant orientée dans l'axe proximo-distal.

5.1.1.1 Orientation de la surface latérale

En se référant aux tableaux 5.1 et 5.2, on constate que : *Homo* < *Gorilla* = *Pan* = *Pongo*. Cela signifie que les gorilles, chimpanzés et orangs-outans partagent des angles similaires plus grands que l'angle observé chez les humains. La figure 5.1 démontre que, chez ces derniers, la surface latérale est plutôt orientée dans l'axe médio-latéral alors que les grands singes possèdent une surface qui se situe dans l'axe proximo-distal.

Tableau 5.1. Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre l'axe long de la diaphyse et la surface latérale

Angle Dia-Lat		
Genre	Moyenne*	Écart-type*
<i>Homo</i>	98,17	4,50
<i>Pan</i>	108,12	7,54
<i>Gorilla</i>	107,15	4,76
<i>Pongo</i>	108,65	7,81

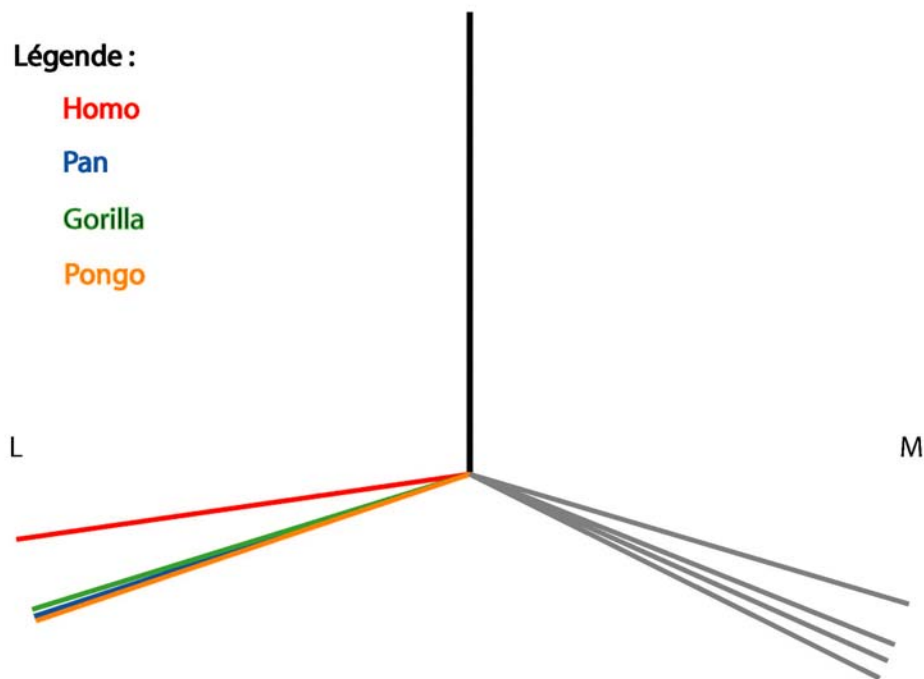
* Valeurs exprimées en degrés

Tableau 5.2. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Dia-Lat

Angle Dia-Lat		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	1,000
	<i>Pongo</i>	1,000
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	1,000
	<i>Pongo</i>	1,000
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	1,000
	<i>Gorilla</i>	1,000

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.1. Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en couleur et médiale en gris) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue antérieure



5.1.1.2 Orientation de la surface médiale

Les données des tableaux 5.3 et 5.4 permettent d'affirmer que *Gorilla* < *Homo* ≤* *Pan* = *Pongo* (**Homo* = *Pan*, *Homo* < *Pongo*). Ceci signifie que les chimpanzés et les orangs-outans possèdent les plus grands angles, tandis que les gorilles se distinguent en ayant les plus petits angles et que les humains détiennent des angles intermédiaires. À la figure 5.2, on note que les gorilles ont une surface médiale orientée plus médio-latéralement, alors que les chimpanzés et les orangs-outans partagent des surfaces orientées plus proximo-distalement et que les humains se situent entre ces deux groupes.

Tableau 5.3. Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre l'axe long de la diaphyse et la surface médiale

Angle Dia-Med		
Genre	Moyenne*	Écart-type*
<i>Homo</i>	111,92	4,45
<i>Pan</i>	114,13	4,84
<i>Gorilla</i>	106,53	5,45
<i>Pongo</i>	116,45	7,54

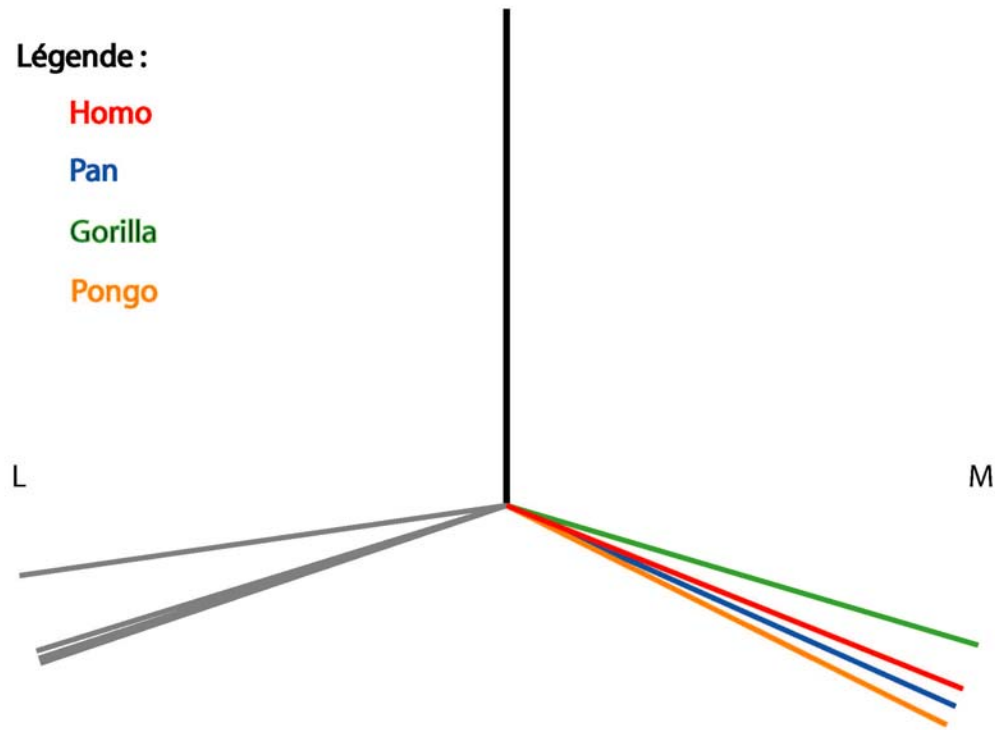
*Valeurs exprimées en degrés

Tableau 5.4. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Dia-Med

Angle Dia-Med		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,203
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,012
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,203
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,563
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,012
	<i>Pan</i>	0,563
	<i>Gorilla</i>	0,000

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.2. Schéma représentant les surfaces articulaires (surface médiale en couleur et surface latérale en gris) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue antérieure



5.1.1.2.1 Corrélation entre la taille et l'orientation de la surface médiale

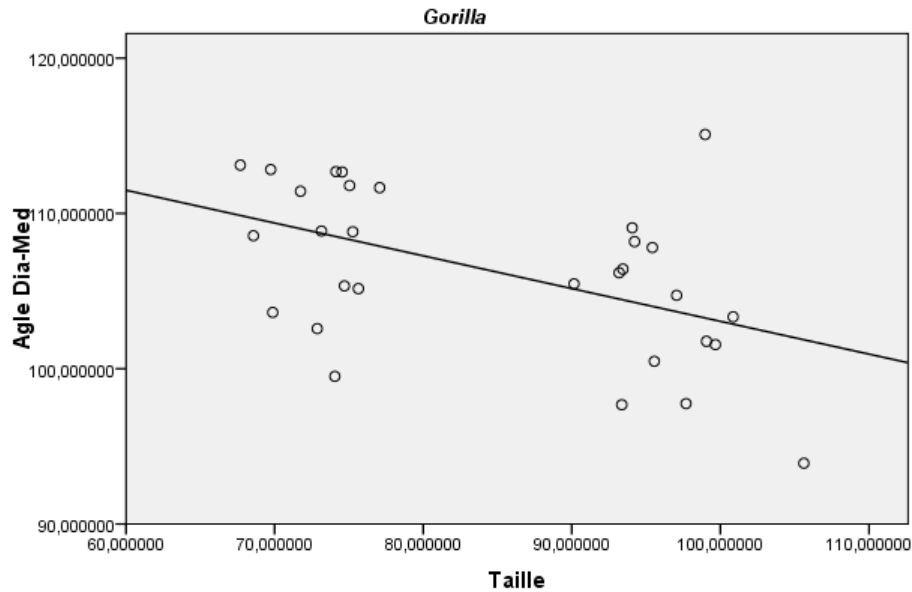
Les données du tableau 5.5 démontrent que, chez *Gorilla*, il existe une corrélation entre la taille des individus et l'orientation de la surface médiale. La figure 5.3 permet d'observer que plus la taille augmente plus la surface est orientée médio-latéralement.

Tableau 5.5. Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Dia-Med

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Gorilla</i>	0,006	0,164	-0,211

* Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.3. Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Dia-Med pour le genre *Gorilla*



5.1.1.3 Angle entre les deux surfaces articulaires

Aux tableaux 5.6 et 5.7, on remarque la relation intergroupe suivante : $Pongo = Pan < Gorilla = Homo$, ce qui signifie que les chimpanzés et les orangs-outans partagent des angles plus réduits que ceux des gorilles et des humains. Avec la figure 5.4, il devient évident que *Pan* et *Pongo* possèdent des angles plus petits car leurs deux surfaces sont orientées plus proximo-distalement alors que celles chez *Gorilla* et *Homo* sont plutôt orientées médio-latéralement.

Tableau 5.6. Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre la surface latérale et la surface médiale

Angle Lat-Med D		
Genre	Moyenne*	Écart-type*
<i>Homo</i>	149,93	5,39
<i>Pan</i>	137,76	7,63
<i>Gorilla</i>	146,32	6,66
<i>Pongo</i>	134,90	8,53

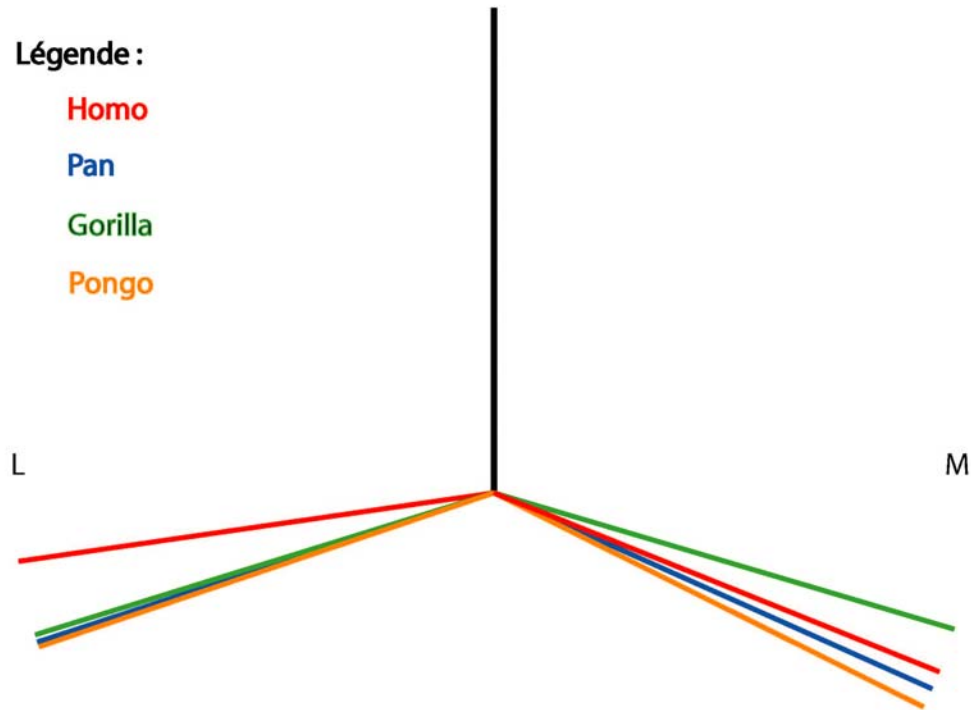
*Valeurs exprimées en degrés

Tableau 5.7. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Lat-Med D

Angle Lat-Med D		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,118
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,546
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,118
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,546
	<i>Gorilla</i>	0,000

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.4. Schéma représentant les surfaces articulaires (surfaces latérale et médiale en couleur) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue antérieure



5.1.1.3.1 Corrélation entre la taille et l'angle entre les deux surfaces

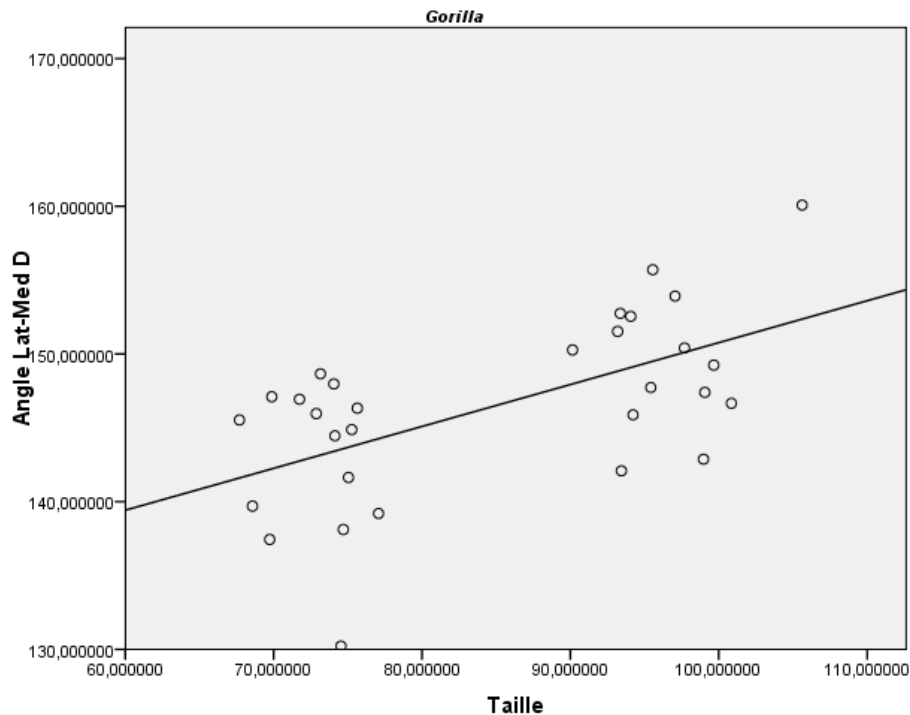
Le tableau 5.8 révèle une corrélation entre la taille des individus et l'angle entre les deux surfaces articulaires pour le genre *Gorilla*, de sorte que, comme l'illustre bien la figure 5.5, plus la taille augmente plus la trochlée est ouverte.

Tableau 5.8. Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Lat-Med D

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Gorilla</i>	0,010	0,285	0,002

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.5. Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Lat-Med D pour le genre *Gorilla*



5.1.2 Orientation des surfaces articulaires de la trochlée sur la face antérieure

La majorité des résultats sont similaires à ceux obtenus pour la trochlée distale à l'exception de quelques variations notables. D'abord, la surface latérale du genre *Gorilla* est orientée plus médio-latéralement (Figure 5.6). La position de la surface latérale des gorilles se rapprochant de celle des humains, ces genres ne présentent plus de différence significative lors de la comparaison intergroupe. Ensuite, une deuxième distinction par rapport aux résultats de la surface antérieure s'observe au niveau de l'angle entre les deux surfaces articulaires. En se référant aux tableaux 5.9 et 5.10, on constate que $Pongo = Pan \leq *Homo < Gorilla$ ($*Pan = Homo$, $Pongo < Homo$). Avec son grand angle entre ses surfaces articulaires, *Gorilla* se distingue désormais des trois autres genres qui partagent des angles plus réduits. Finalement, les humains possèdent distalement le plus grand angle entre les deux surfaces articulaires, ce qui n'est plus le

cas antérieurement. La différence entre les groupes *Pan* et *Homo* est alors réduite et devient désormais non-significative.

Tableau 5.9. Mesures obtenues pour le calcul de l'angle entre la surface latérale et la surface médiale

Genre	Angle Lat-Med A	
	Moyenne	Écart-type
Homo	153,03	5,55
Pan	150,18	8,05
Gorilla	160,78	8,49
Pongo	147,06	8,71

Tableau 5.10. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour l'angle Lat-Med A

Angle Lat-Med A		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,859
	<i>Gorilla</i>	0,002
	<i>Pongo</i>	0,006
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,859
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,660
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,002
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,006
	<i>Pan</i>	0,660
	<i>Gorilla</i>	0,000

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.6. Schéma représentant les surfaces articulaires (surfaces latérale et médiale en couleur) et la ligne tracée entre les deux épicondyles (en noir) selon les mesures d'angle obtenues. Vue inférieure

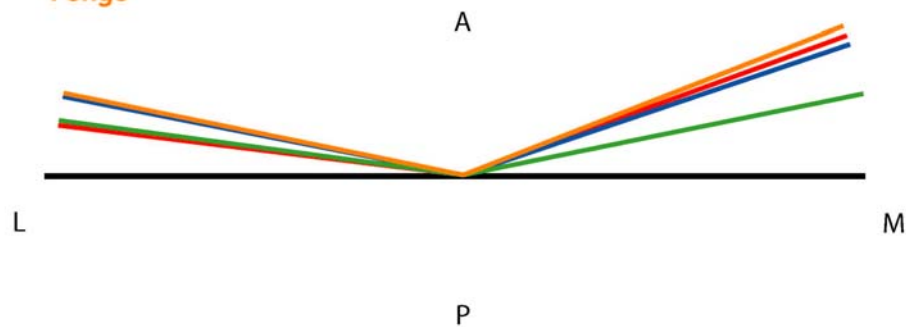
Légende :

Homo

Pan

Gorilla

Pongo



5.1.2.1 Corrélation entre la taille et l'orientation des surfaces articulaires

Sur la face antérieure, on retrouve chez les orangs-outans une corrélation entre la taille des individus et les trois angles mesurés (Tableaux 5.11, 5.12, 5.13). Les figures 5.7 et 5.8 démontrent que plus la taille augmente plus les surfaces articulaires de la trochlée sont orientées dans l'axe médio-latéral entraînant subséquemment que plus la taille augmente plus l'angle entre la surface latérale et la surface médiale est grand (Figure 5.9).

Tableau 5.11. Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Épi-Lat

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Pongo</i>	0,012	0,172	0,223

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.7. Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Épi-Lat pour le genre *Pongo*

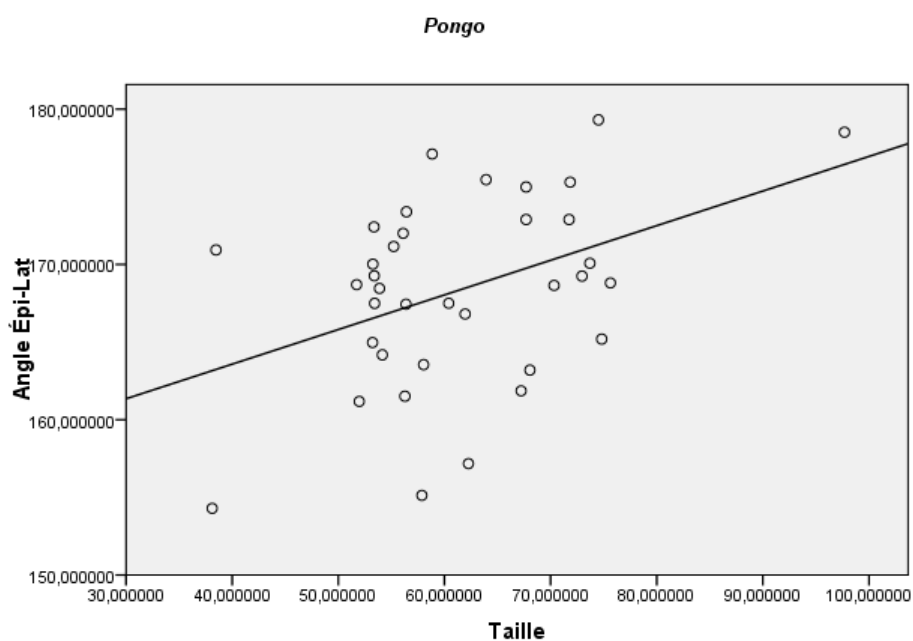


Tableau 5.12. Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Epi-Med

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Pongo</i>	0,002	0,248	0,209

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.8. Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Épi-Med pour le genre *Pongo*

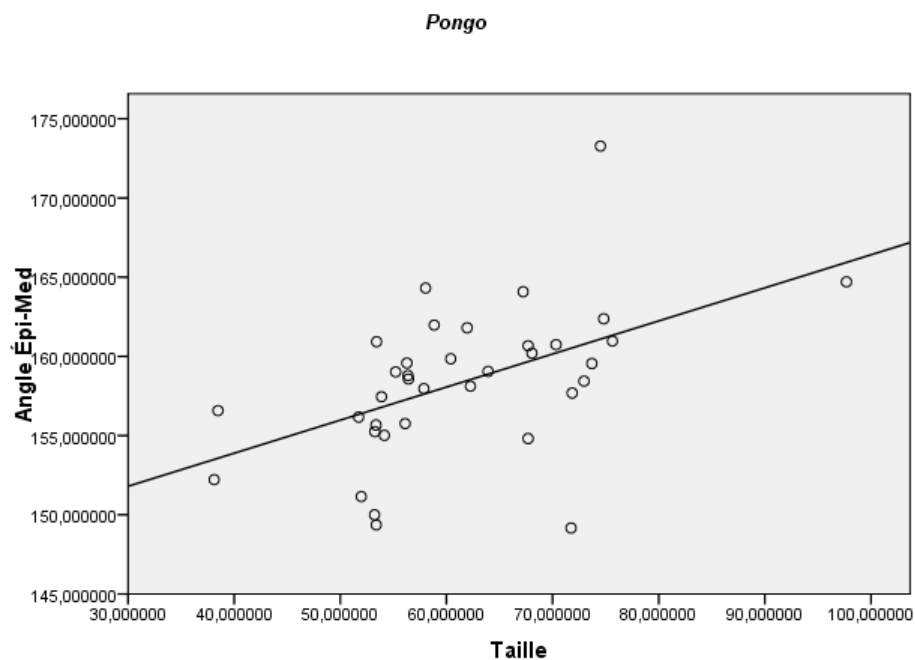
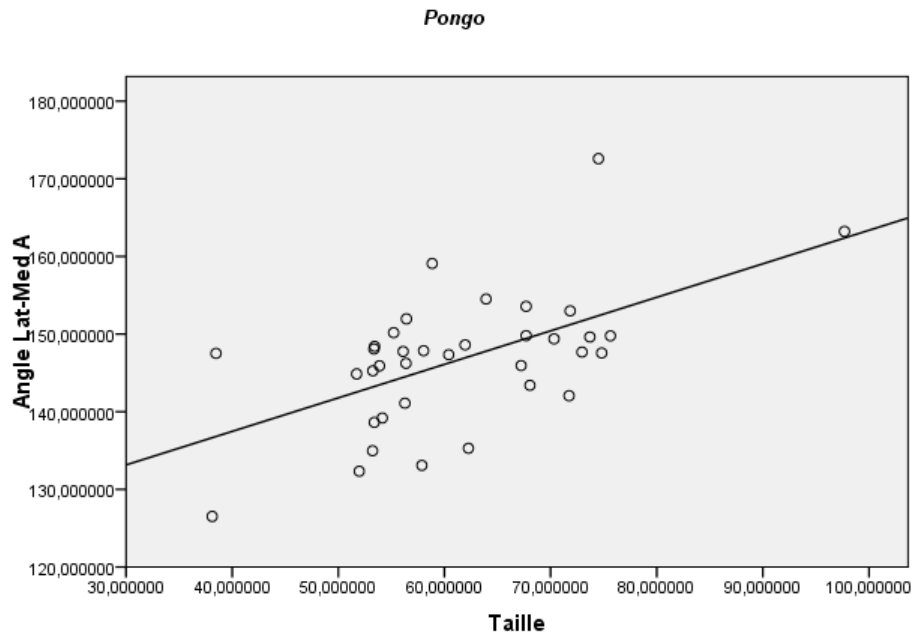


Tableau 5.13. Corrélation entre la taille des individus et la mesure de l'angle Lat-Med A

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Pongo</i>	0,000	0,322	0,432

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.9. Régression linéaire entre la taille des individus et l'angle Lat-Med A pour le genre *Pongo*



5.2 Influence du mode de locomotion sur la position de la trochlée par rapport à l'axe long de la diaphyse

5.2.1 Distance entre le creux de la trochlée et l'axe long de la diaphyse

Les données des tableaux 5.14 et 5.15 suggèrent que $Homo = Pongo \leq^* Pan = Gorilla$ ($Pongo < Gorilla$, $Pongo = Pan$ et $Homo < Pan$), ce qui signifie que le ratio des humains est le plus faible, celui des chimpanzés et des gorilles le plus élevé, et celui des orangs-outans l'intermédiaire entre ces groupes. La figure 5.10 démontre bien que les humains possèdent la trochlée la plus proche de l'axe long de la diaphyse (la plus latérale) alors que les chimpanzés et les gorilles disposent de la trochlée la plus éloignée de la diaphyse (la plus médiale).

Tableau 5.14. Mesures obtenues pour le calcul de la distance entre le point HTRI et l'axe long de la diaphyse

Genre	Distance	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,098	0,051
<i>Pan</i>	0,161	0,039
<i>Gorilla</i>	0,177	0,054
<i>Pongo</i>	0,121	0,087

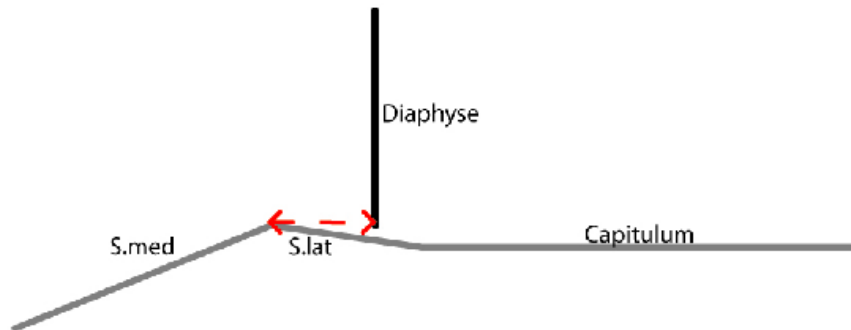
Tableau 5.15. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la distance entre le point HTRI et l'axe long de la diaphyse

Distance		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,631
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,702
	<i>Pongo</i>	0,099
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,702
	<i>Pongo</i>	0,013
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,631
	<i>Pan</i>	0,099
	<i>Gorilla</i>	0,013

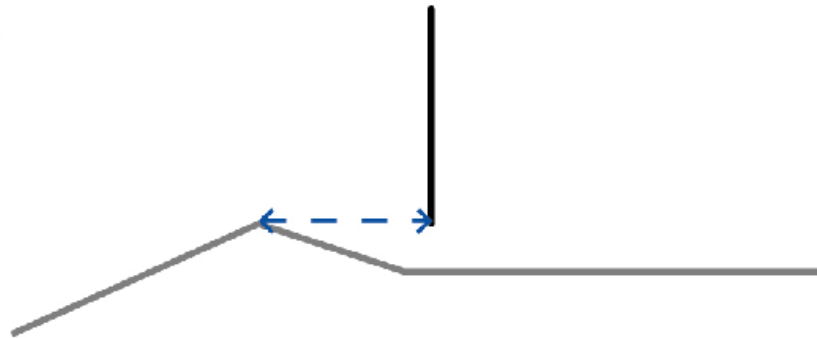
*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.10. Schéma représentant la distance (en couleur) entre HTRI et l'axe long de la diaphyse (en noir) avec les surfaces articulaires (en gris). Vue antérieure

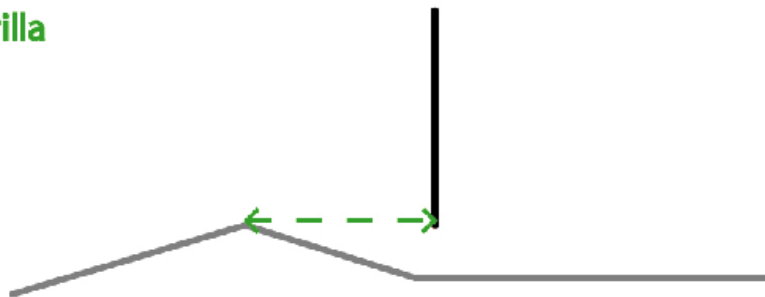
Homo



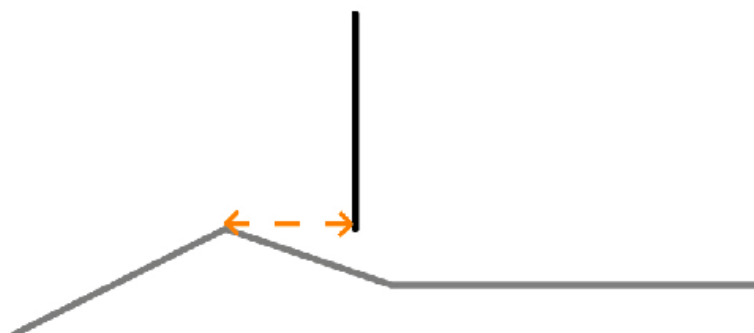
Pan



Gorilla



Pongo



5.2.1.1 Corrélation entre la taille et la position de la trochlée

Le tableau 5.16 révèle une corrélation positive entre la taille des individus et la position de la trochlée chez *Gorilla* et *Pongo* de sorte que plus la taille augmente plus la trochlée est située médialement, tel qu'illustré aux figures 5.11 et 5.12.

Tableau 5.16. Corrélation entre la taille des individus et la position de la trochlée

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Gorilla</i>	0,003	0,290	0,002
<i>Pongo</i>	0,013	0,174	0,004

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.11. Régression linéaire entre la taille des individus et la position de la trochlée pour le genre *Gorilla*

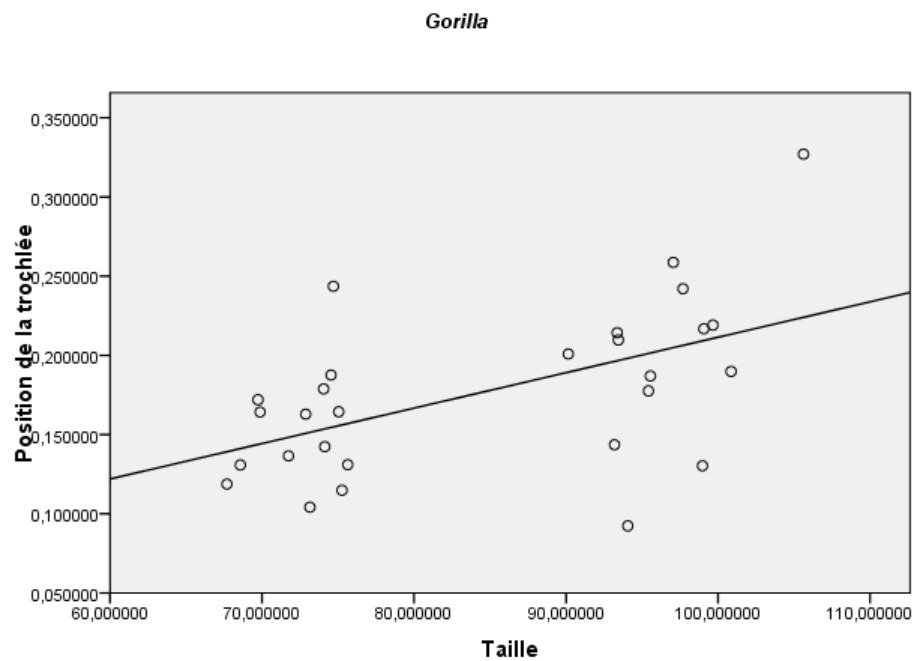
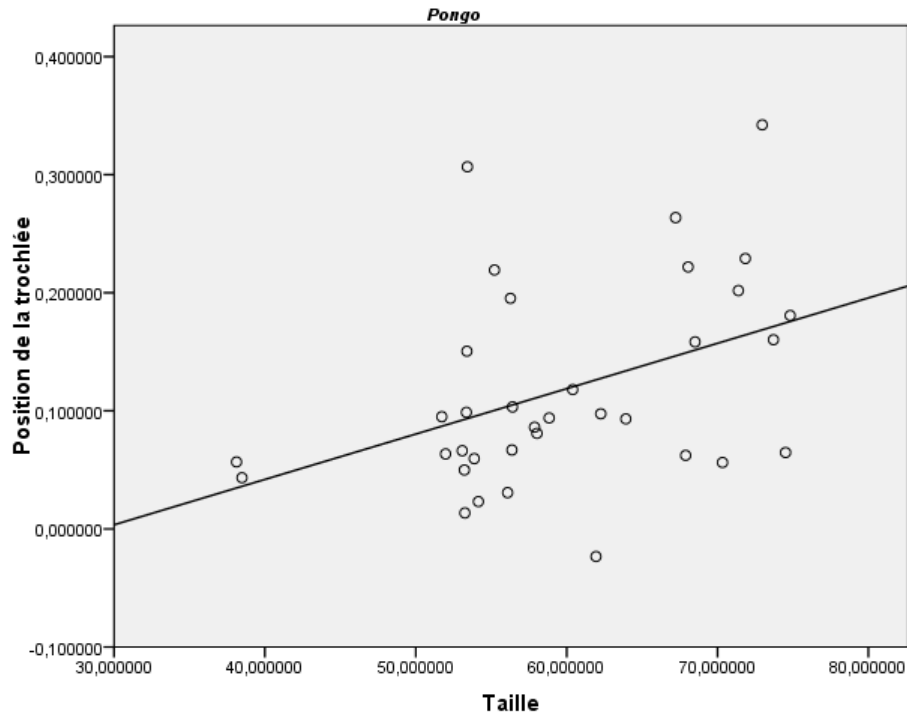


Figure 5.12. Régression linéaire entre la taille des individus et la position de la trochlée pour le genre *Pongo*



5.3 Influence du mode de locomotion sur la largeur des surfaces articulaires

5.3.1 Largeur des articulations de la face distale

5.3.1.1 Largeur de la surface latérale

Lorsqu'on examine les tableaux 5.17 et 5.18, on constate que $Pan = Homo < Pongo = Gorilla$, ce qui signifie que les chimpanzés et les humains possèdent des surfaces latérales de longueurs similaires, mais plus petites que celles des orangs-outans et des gorilles (Figure 5.13).

Tableau 5.17. Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface latérale

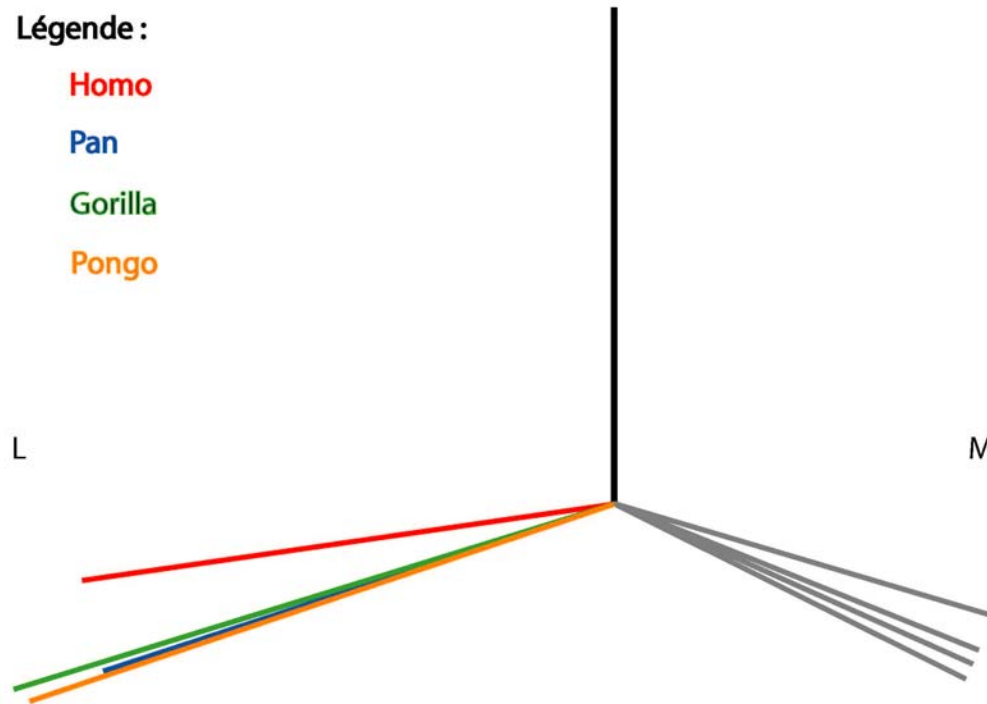
Genre	Largeur s.lat	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,142	0,023
<i>Pan</i>	0,142	0,018
<i>Gorilla</i>	0,166	0,013
<i>Pongo</i>	0,163	0,002

Tableau 5.18. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe avec un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface latérale

Largeur s.lat		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	1,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	1,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,989
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,989

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.13. Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en couleur et médiale en gris) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures obtenues pour la largeur de la surface latérale. Vue antérieure



5.3.1.2 Largeur de la surface médiale

Les données des tableaux 5.19 et 5.20 suggèrent que *Pongo* = *Gorilla* < *Pan* = *Homo*. Ceci signifie que les gorilles et les orangs-outans ont des surfaces latérales de longueurs similaires plus courtes que celles des chimpanzés et des humains (Figure 5.14).

Tableau 5.19. Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface médiale

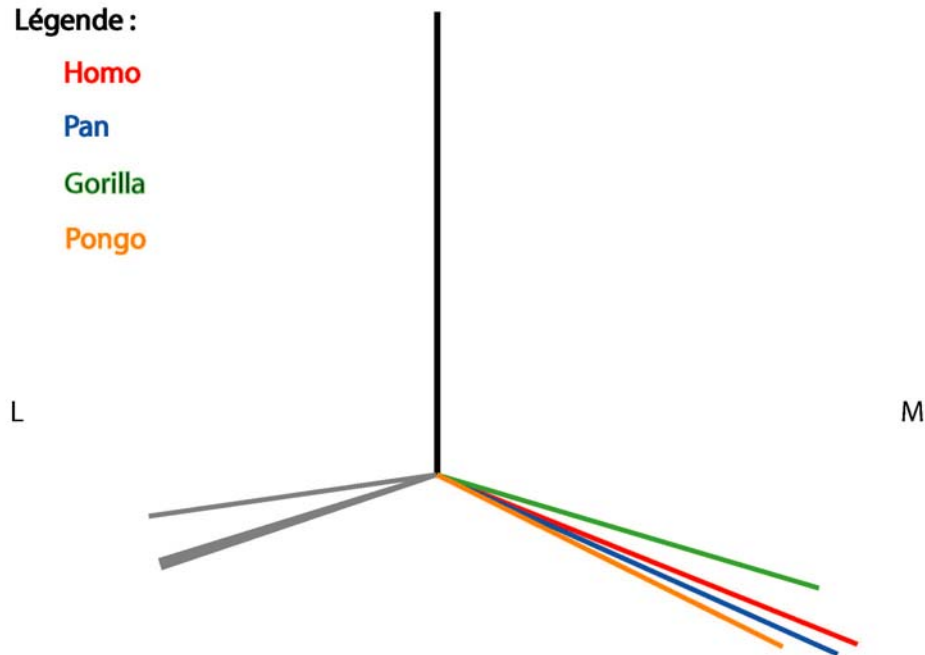
Genre	Largeur s.med	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,257	0,023
<i>Pan</i>	0,249	0,025
<i>Gorilla</i>	0,226	0,016
<i>Pongo</i>	0,219	0,024

Tableau 5.20. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface médiale

Largeur s.med		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,734
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,734
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,758
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,758

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.14. Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en gris et médiale en couleur) et l'axe long de la diaphyse (en noir) selon les mesures obtenues pour la largeur de la surface médiale. Vue antérieure



5.3.1.3 Ratio surface latérale/médiale

En se référant aux tableaux 5.21 et 5.22, on constate que $Homo = Pan < Pongo = Gorilla$. Les ratios partagés par les humains et les chimpanzés sont inférieurs à ceux des gorilles et des orangs-outans. Ceci signifie que *Pan* et *Homo* ont des surfaces dont la largeur est assez disproportionnée alors que les gorilles et les orangs-outans ont des surfaces d'une largeur plutôt similaire. De plus, puisque tous les résultats sont inférieurs à un, la valeur de la surface médiale est toujours plus élevée que celle de la surface latérale. La surface médiale est donc toujours plus large que la surface latérale.

Tableau 5.21. Mesures obtenues pour le calcul du ratio surface latérale/médiale

Genre	Ratio s.lat/s.med	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,555	0,110
<i>Pan</i>	0,578	0,103
<i>Gorilla</i>	0,735	0,085
<i>Pongo</i>	0,761	0,143

Tableau 5.22. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour le ratio surface latérale/médiale

Ratio s.lat/s.med		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	1,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	1,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	1,000
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	1,000

*Seuil de signification fixé à 0,05

5.3.1.4 Largeur du capitulum

Avec les tableaux 5.23 et 5.24, on distingue la relation intergroupe : *Gorilla* = *Pongo* < *Pan* = *Homo*, ce qui permet d'affirmer que les gorilles et les orangs-outans ont en commun un capitulum plus court que celui des chimpanzés et des humains (Figure 5.15).

Tableau 5.23. Mesures obtenues pour le calcul de la largeur du capitulum

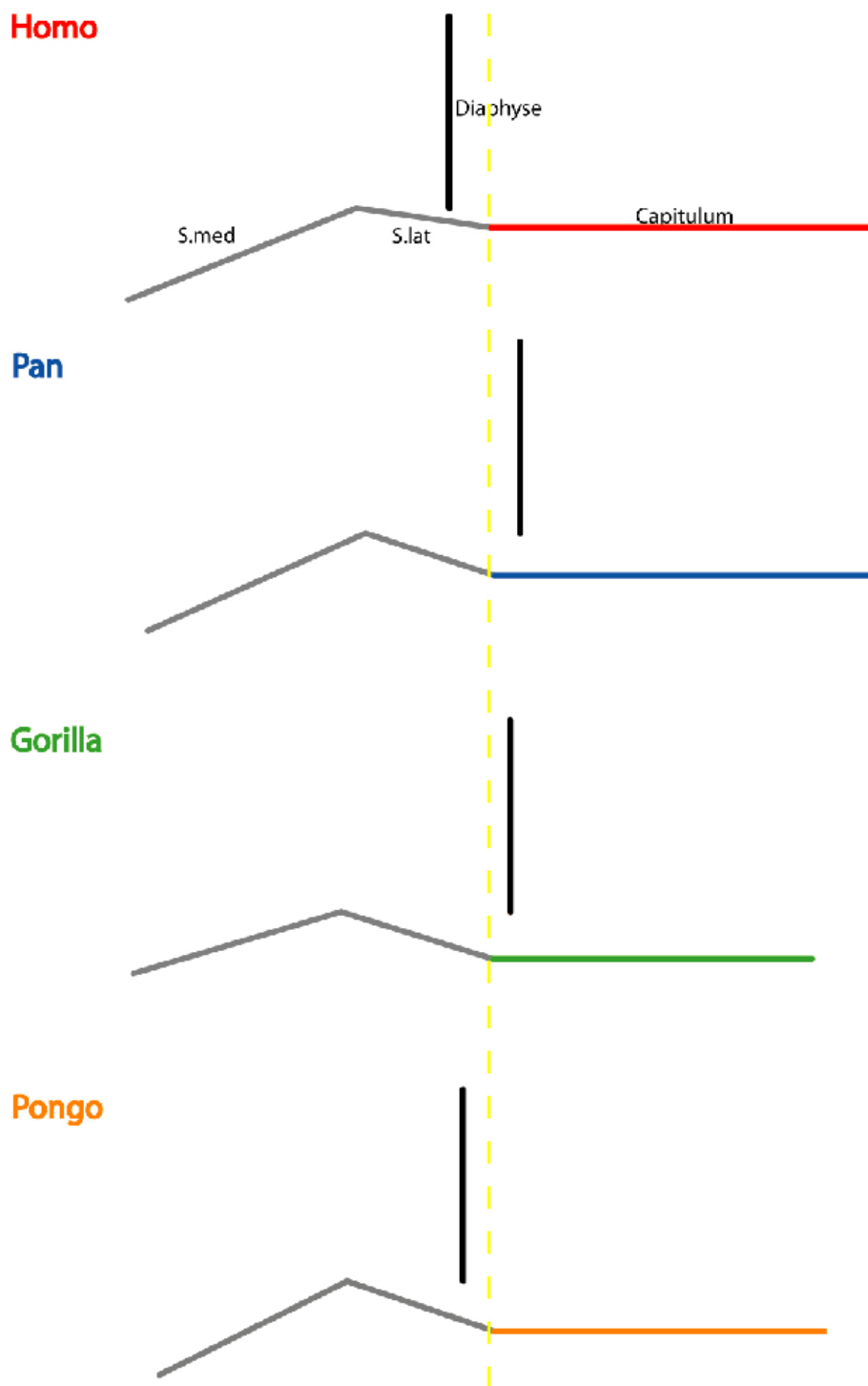
Genre	HCAPL	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,403	0,032
<i>Pan</i>	0,391	0,016
<i>Gorilla</i>	0,333	0,014
<i>Pongo</i>	0,344	0,025

Tableau 5.24. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur du capitulum

Largeur capitulum		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,105
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,105
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,155
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,155

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.15. Schéma représentant la largeur du capitulum (en couleur, extrémité latérale alignée avec la ligne jaune pointillée), l'axe long de la diaphyse (en noir) et les surfaces articulaires de la trochlée (en gris). Vue antérieure



5.3.1.4.1 Corrélation entre la taille et la largeur du capitulum

Le tableau 5.25 établit que chez *Gorilla* et *Homo* il existe une corrélation négative entre la taille des individus et la largeur du capitulum. Ainsi, comme on peut l'observer aux figures 5.16 et 5.17, lorsque la taille augmente la largeur du capitulum diminue.

Tableau 5.25. Corrélation entre la taille des individus et la largeur du capitulum

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Gorilla</i>	0,002	0,298	0,000
<i>Homo</i>	0,001	0,183	-0,003

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.16. Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur du capitulum pour le genre *Gorilla*

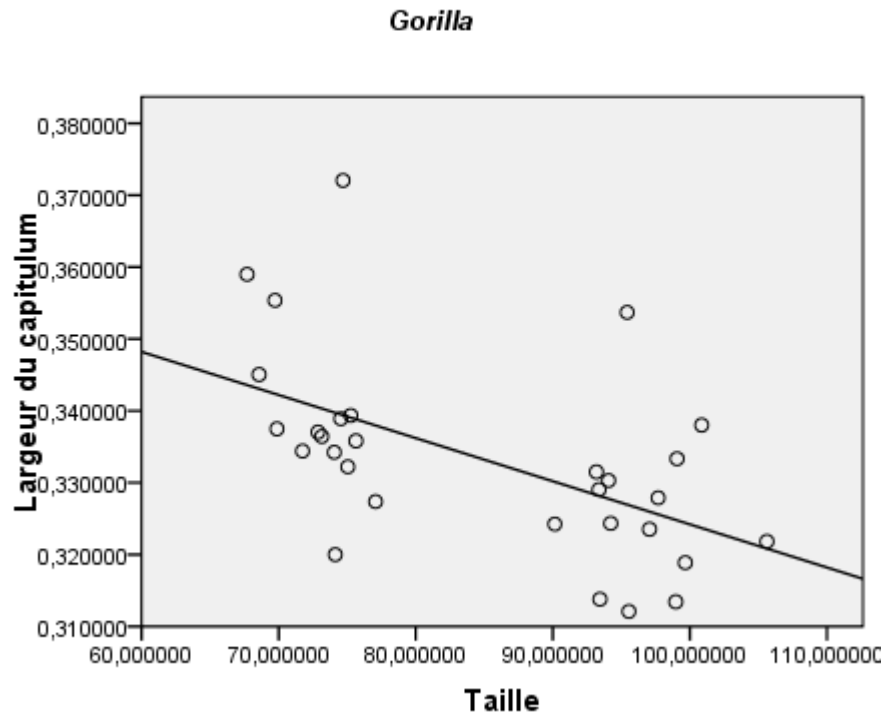
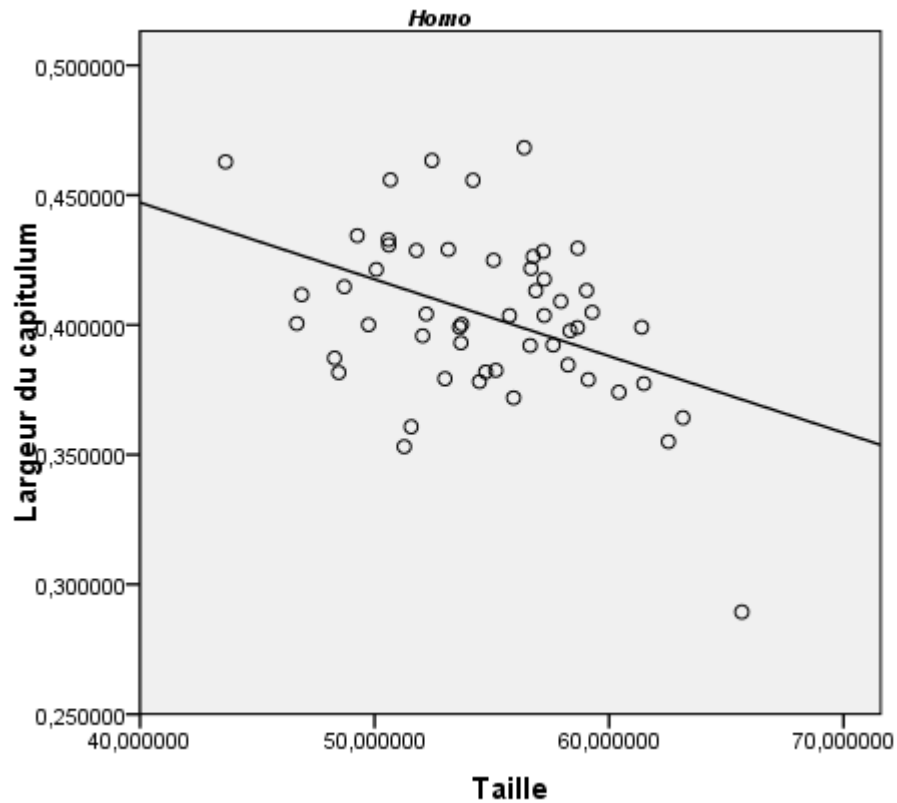


Figure 5.17. Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur du capitulum pour le genre *Pongo*



5.3.2 Largeur des articulations de la face antérieure

5.3.2.1 Largeur de la surface latérale

Les résultats obtenus diffèrent légèrement de ceux observés pour la face distale. En se référant aux tableaux 5.26 et 5.27, on note que les relations intergroupes ont changé alors que $Pan \leq^* Homo = Pongo = Gorilla$ ($* Pan = Homo$, $Pan < Pongo = Gorilla$). Par contre, si on examine seulement les valeurs du tableau 5.26 et la figure 5.18, *Pan* et *Homo* partagent des largeurs similaires qui diffèrent de celles de *Pongo* et *Gorilla*. Les chimpanzés et les humains possèdent donc encore, comme pour la face

distale, des surfaces plus petites que celles des gorilles et des orangs-outans. La seule différence étant que *Pongo* et *Gorilla* ont de grands écart-types qui viennent englober la valeur d'*Homo* et diminue la différence intergroupe.

Tableau 5.26. Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface latérale

Genre	Largeur s.lat	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,153	0,015
<i>Pan</i>	0,145	0,015
<i>Gorilla</i>	0,174	0,044
<i>Pongo</i>	0,165	0,042

Tableau 5.27. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface latérale

Largeur s.lat		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,069
	<i>Gorilla</i>	0,114
	<i>Pongo</i>	0,499
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,069
	<i>Gorilla</i>	0,009
	<i>Pongo</i>	0,046
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,114
	<i>Pan</i>	0,009
	<i>Pongo</i>	0,960
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,499
	<i>Pan</i>	0,046
	<i>Gorilla</i>	0,960

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.18. Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en couleur et médiale en gris) et l'axe reliant les deux épicondyles (en noir) selon les mesures obtenues pour la largeur de la surface latérale. Vue inférieure

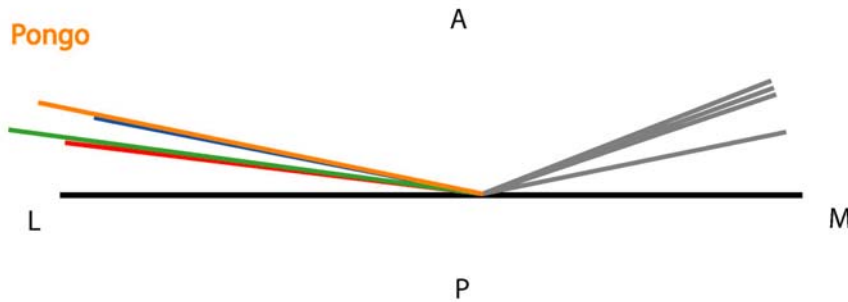
Légende :

Homo

Pan

Gorilla

Pongo



5.3.2.1.1 Corrélation entre la taille et la largeur de la surface latérale

Le tableau 5.28 révèle que chez *Gorilla*, *Pongo* et *Homo* il existe une corrélation entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale. Les figures 5.19, 5.20 et 5.21 démontrent que pour *Gorilla* et *Pongo* plus la taille augmente moins la surface est large. La relation contraire est observée chez l'humain alors qu'une augmentation de la taille produit une diminution de la largeur de la surface articulaire.

Tableau 5.28. Corrélation entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Gorilla</i>	0,000	0,665	-0,003
<i>Pongo</i>	0,000	0,686	-0,003
<i>Homo</i>	0,010	0,124	0,001

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.19. Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale pour le genre *Gorilla*

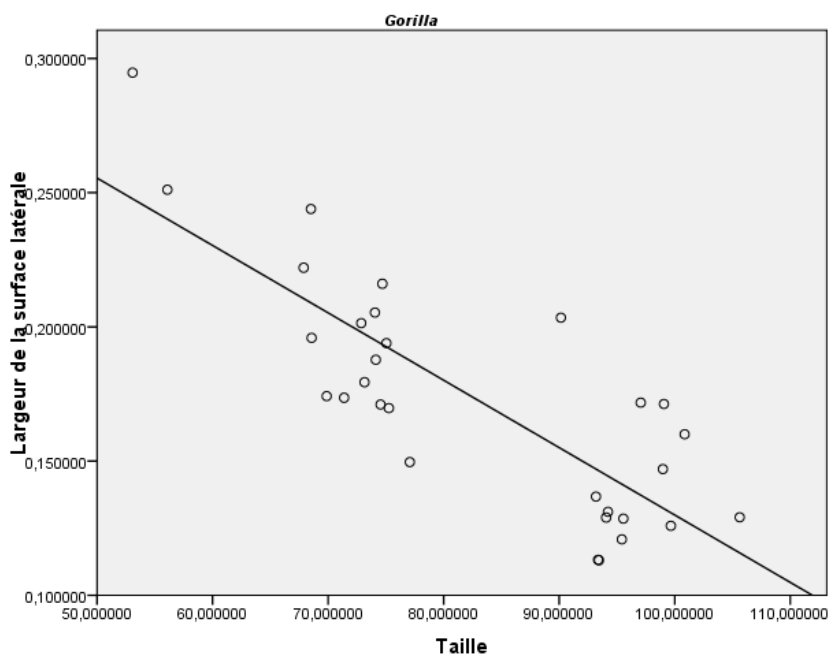


Figure 5.20. Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale pour le genre *Pongo*

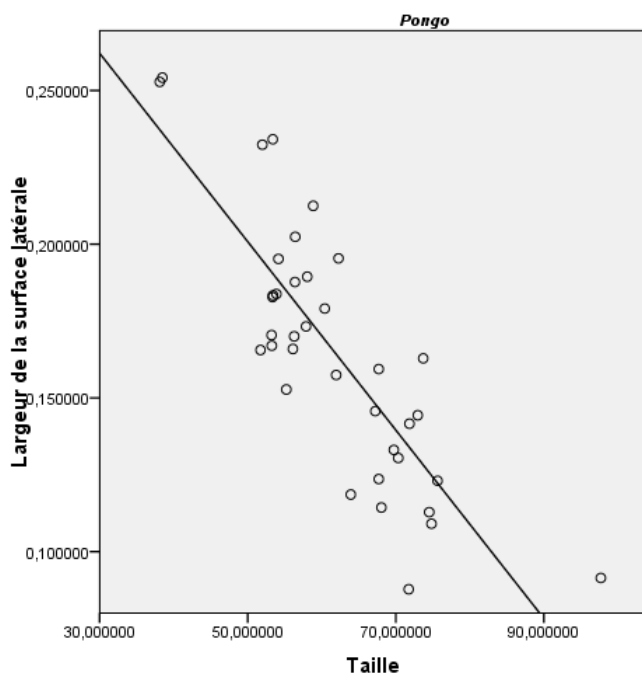
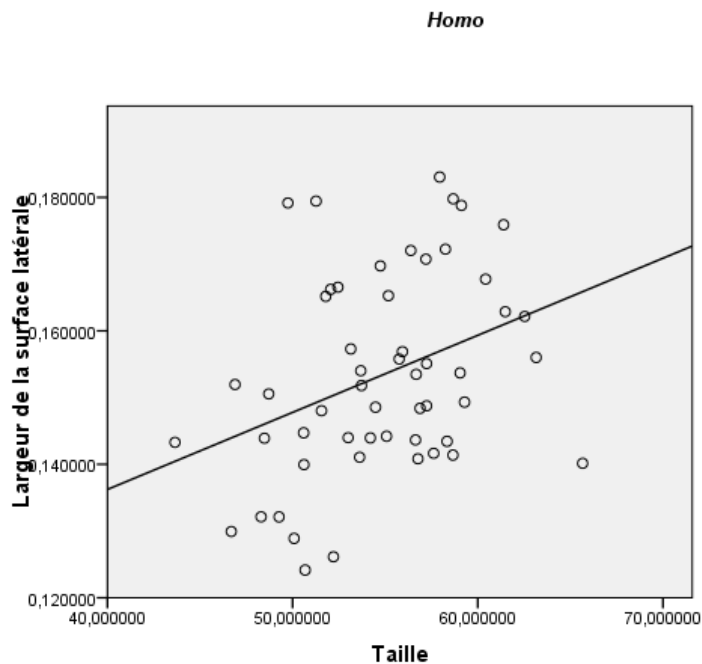


Figure 5.21. Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface latérale pour le genre *Homo*



5.3.2.2 Largeur de la surface médiale

Les données des tableaux 5.29 et 5.30 suggèrent que $Homo \leq^* Pongo = Gorilla = Pan$ ($* Homo < Pan, Homo = Pongo = Gorilla$). Tel qu'établit à la figure 5.22, les humains possèdent la surface la plus courte, mais ils ont des valeurs similaires aux gorilles et aux orangs-outans, compte tenu que ces derniers possèdent de grands écarts-types qui chevauchent les données des groupes adjacents.

Tableau 5.29. Mesures obtenues pour le calcul de la largeur de la surface médiale

Genre	Largeur s.med	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,205	0,017
<i>Pan</i>	0,229	0,020
<i>Gorilla</i>	0,227	0,073
<i>Pongo</i>	0,220	0,059

Tableau 5.30. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour la largeur de la surface médiale

Largeur s.med		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,528
	<i>Pongo</i>	0,620
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	1,000
	<i>Pongo</i>	0,932
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	0,528
	<i>Pan</i>	1,000
	<i>Pongo</i>	0,999
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	0,620
	<i>Pan</i>	0,932
	<i>Gorilla</i>	0,999

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.22. Schéma représentant les surfaces articulaires (surface latérale en gris et médiale en couleur) et l'axe reliant les deux épicondyles (en noir) avec les mesures obtenues pour la largeur de la surface latérale. Vue inférieure

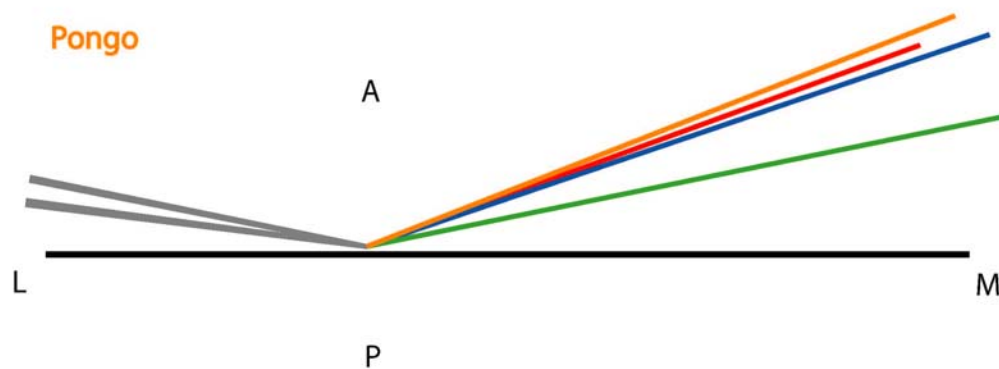
Légende :

Homo

Pan

Gorilla

Pongo



5.3.2.2.1 Corrélation entre la taille et la largeur de la surface médiale

Le tableau 5.31 démontre qu'il existe une corrélation négative entre la taille des individus et la largeur de la surface médiale chez *Gorilla* et *Pongo*. Ainsi, tel qu'illustré aux figures 5.23 et 5.24, plus la taille augmente moins la surface est large.

Tableau 5.31. Corrélation entre la taille des individus et la largeur de la surface médiale

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Gorilla</i>	0,000	0,610	-0,004
<i>Pongo</i>	0,000	0,491	-0,004

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.23. Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface médiale pour le genre *Gorilla*

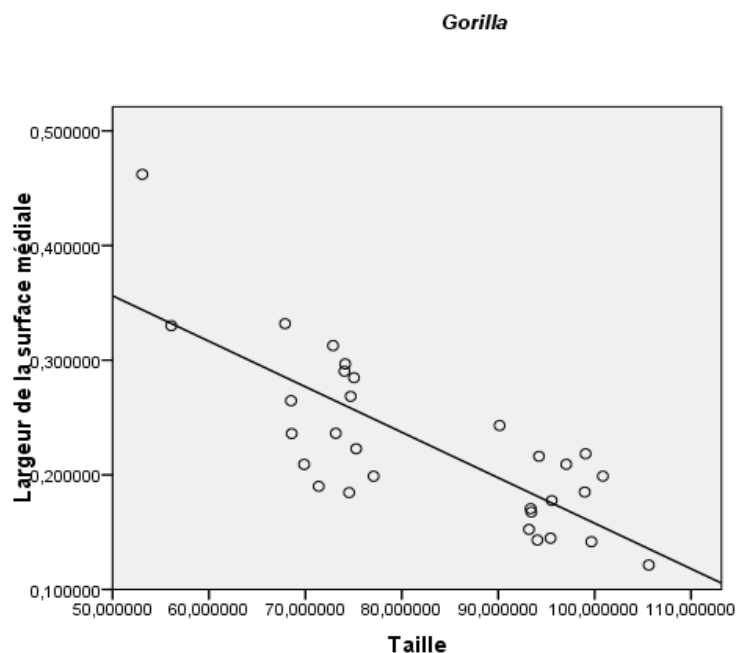
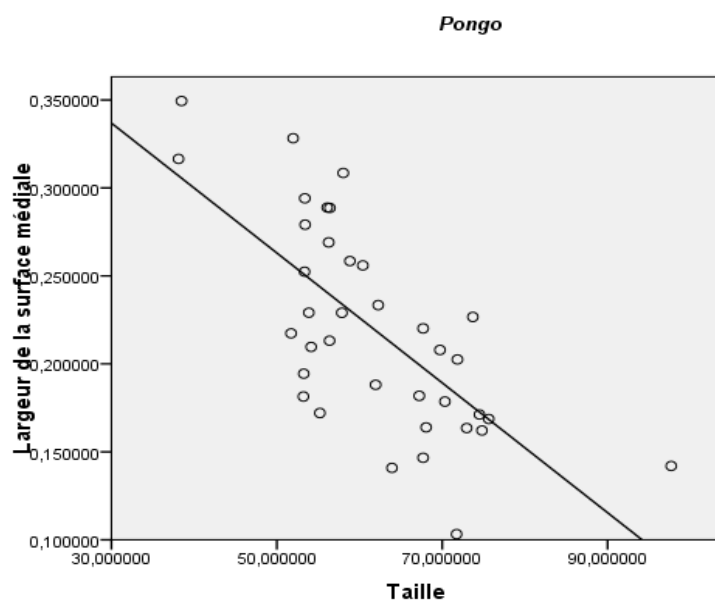


Figure 5.24. Régression linéaire entre la taille des individus et la largeur de la surface médiale pour le genre *Pongo*



5.3.2.3 Ratio surface latérale/médiale

En se référant aux tableaux 5.32 et 5.33, on constate que $Pan < Homo = Pongo = Gorilla$. Les chimpanzés ont des ratios inférieurs à ceux des humains, des gorilles et des orangs-outans. Ceci signifie que les chimpanzés ont des surfaces dont la largeur est assez disproportionnée alors que les gorilles, orangs-outans et humains partagent des surfaces de largeurs plutôt semblables. De plus, puisque tous les résultats sont inférieurs à un, la valeur de la surface médiale est toujours plus élevée que celle de la surface latérale. Ainsi, la surface médiale est toujours plus large que la surface latérale.

Tableau 5.32. Mesures obtenues pour le calcul du ratio surface latérale/médiale

Genre	Ratio s.lat/s.med	
	Moyenne	Écart-type
<i>Homo</i>	0,757	0,120
<i>Pan</i>	0,634	0,091
<i>Gorilla</i>	0,781	0,105
<i>Pongo</i>	0,756	0,094

Tableau 5.33. Résultats obtenus lors de la comparaison intergroupe par un test ANOVA à un facteur pour le ratio surface latérale/médiale

Ratio s.lat/s.med		
Groupe 1	Groupe 2	Degré de signification *
<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	1,000
	<i>Pongo</i>	1,000
<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	0,000
<i>Gorilla</i>	<i>Homo</i>	1,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Pongo</i>	1,000
<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	1,000
	<i>Pan</i>	0,000
	<i>Gorilla</i>	1,000

*Seuil de signification fixé à 0,05

5.3.2.3.1 Corrélation entre la taille et le ratio surface latérale/médiale

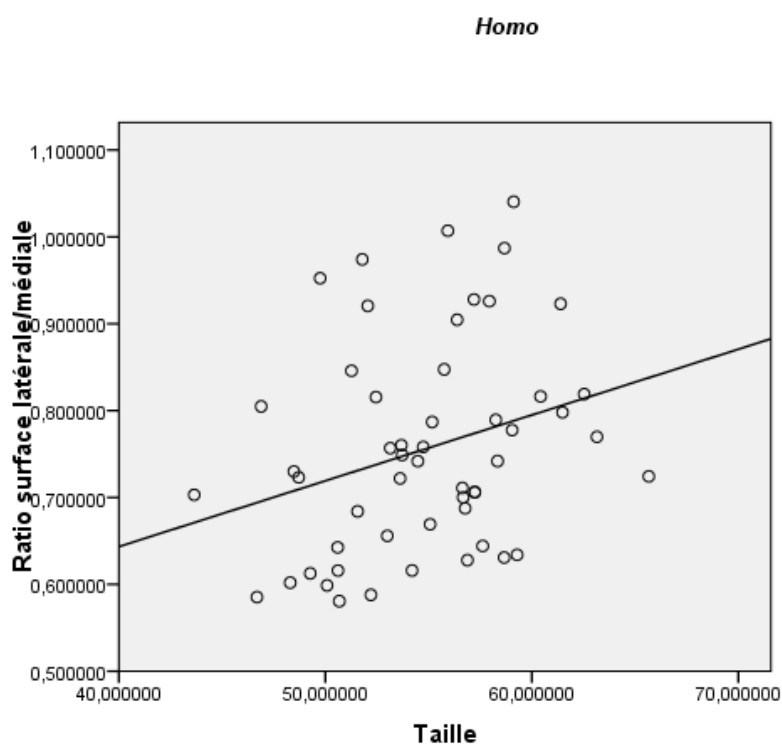
Le tableau 5.34 démontre que chez *Homo* il existe une corrélation positive entre la taille des individus et le ratio surface latérale/médiale. Avec la figure 5.25, on observe alors que plus la taille augmente plus le ratio augmente.

Tableau 5.34. Corrélation entre la taille des individus et le ratio surface latérale/médiale

Genre	Sig*	R ²	b
<i>Homo</i>	0,037	0,082	0,008

*Seuil de signification fixé à 0,05

Figure 5.25. Régression linéaire entre la taille des individus et le ratio surface latérale/médiale pour le genre *Homo*



CHAPITRE 6 : DISCUSSION ET CONCLUSION

6.1 Discussion générale

Compte tenu que les espèces du groupe hominoïdes ne pratiquent pas tous des modes de locomotion identiques, l'hypothèse principale de ce projet stipulait que les différents comportements locomoteurs impliqueraient des morphologies différentes de l'articulation distale de l'humérus. Les surfaces articulaires devraient donc être orientées de manière à être perpendiculaires aux charges imposées, être plus larges lorsqu'un stress est important et être positionnées de façon à distribuer les stress le plus adéquatement possible.

Les résultats obtenus supportent cette hypothèse puisqu'il est possible de constater des distinctions morphologiques en lien avec les comportements locomoteurs de chaque espèce.

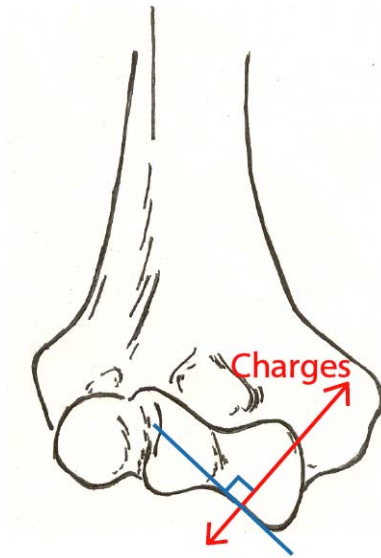
6.2 Orientation des surfaces articulaires de la trochlée humérale

6.2.1 Face distale

Les espèces arboricoles imposent d'importantes forces de cisaillement sur les surfaces articulaires de la trochlée par l'action des muscles fléchisseurs et extenseurs du poignet et des doigts (Preuschoft, 1973). Alors que les charges traversent le coude obliquement et qu'une surface absorbe mieux les stress si elle y est perpendiculaire (Frost, 1999; Hamrick, 1999), la meilleure façon de positionner les surfaces médiale et latérale est de les incliner dans l'axe proximo-distal (Figure 6.1).

Les résultats obtenus concordent avec ceux des études effectuées sur le sujet car ce sont les chimpanzés et les orangs-outans qui possèdent les angles les plus aigus entre leurs surfaces articulaires étant donné qu'elles ont tendance à être orientées plus proximo-distalement.

Figure 6.1. Schéma illustrant les forces de cisaillement sur la surface médiale



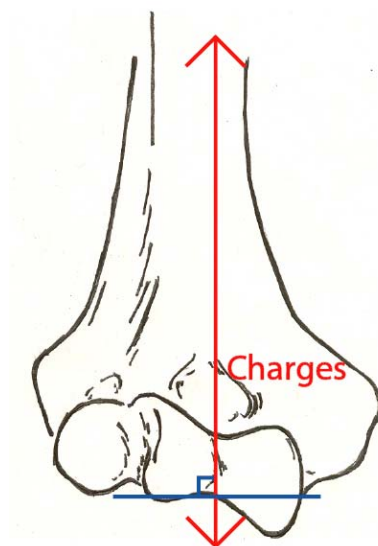
En revanche, les gorilles et les humains présentent des angles plus obtus. Lors de son étude sur l'angle formée par les surfaces articulaires de l'incisure trochléaire (structure qui s'articule avec la trochlée), Drapeau (2008) constatait qu'*Homo* avait l'angle le plus ouvert suivi de *Gorilla*. Cependant, elle demeurait intriguée par la morphologie des gorilles. Les résultats obtenus dans ce projet appuient ses observations et permettent de mieux saisir pourquoi ces deux espèces possèdent un grand angle alors qu'elles ne pratiquent pas le même type de locomotion. L'analyse de l'orientation des surfaces articulaires de la trochlée par rapport à la diaphyse a permis d'avancer que des raisons différentes pourraient être à l'origine de cette homologie.

Les humains ont une surface médiale dont l'orientation est comparable à celle des grands singes, mais ils se distinguent par une surface latérale orientée dans l'axe médio-latéral (donc plus horizontale). Comme il a été discuté précédemment, l'humain possède un avant-bras en *varus* ce qui signifie que le membre est dirigé latéralement lorsqu'il est en extension complète (Aiello & Dean, 1990; Potter, 1895; Steindler, 1955; Steel & Tomlinson, 1958; Thompson, 1924). Cette caractéristique pourrait être en lien avec l'orientation de la surface latérale. Le *varus* entraînant les os de l'avant-bras latéralement, il est alors possible que la surface latérale soit plus horizontale pour offrir une plus grande superficie à l'ulna et lui permettre de se diriger latéralement.

Alors que la surface médiale conserve la même position, l'augmentation de l'inclinaison de la surface latérale a pour effet d'augmenter l'angle total compris entre les deux surfaces conférant alors à l'humain un angle plus obtus.

Les gorilles possèdent la masse corporelle la plus importante du groupe hominoïde. Les charges imposées sur le membre supérieur qui est en extension lors de la locomotion « knuckle-walking » sont donc majeures, et sont transmises dans le sens de l'axe long des os. Chez les gorilles, afin d'être perpendiculaire aux charges axiales, les surfaces articulaires doivent donc être orientées le plus horizontalement possible (Figure 6.2). Les résultats corroborent cette hypothèse puisque *Gorilla* se distingue par sa surface médiale orientée le plus médio-latéralement. De plus, les angles définis entre l'axe long de la diaphyse et les surfaces articulaires (médiale et latérale) ont des valeurs similaires. Ainsi, les surfaces articulaires sont orientées symétriquement par rapport à l'axe long de la diaphyse. Cette morphologie permet que les charges soient distribuées de façon plus équilibrée sur les deux parois et se traduit par une orientation distale de la trochlée. Par conséquent, cette disposition plus évasée des surfaces articulaires a pour résultat d'augmenter l'angle entre celles-ci et confère aux gorilles un angle plus obtus.

Figure 6.2. Schéma illustrant le stress axial passant par la trochlée



Puisque *Gorilla* est le genre le plus terrestre du groupe hominoïde et qu'il possède la masse corporelle la plus élevée, il est logique d'observer que plus la taille augmente plus la surface médiale s'oriente plus médio-latéralement et plus l'angle entre les deux surfaces articulaires est plus grand. Ce résultat concorde avec l'avantage que procurent des surfaces articulaires symétriques pour une distribution plus égale des charges lors de forces axiales.

Ainsi, les humains et les gorilles ont tous deux un angle obtus entre les deux surfaces articulaires. Cependant il est à noter que la trochlée a une orientation différente soit, latérale chez l'humain et distale chez le gorille.

Or, chez les hominoïdes, seul le genre *Gorilla* ne présente pas une trochlée orientée latéralement. Une orientation latérale semble donc convenir aux espèces plus arboricoles. Lors de la suspension sous-branches, la flexion du poignet et des doigts doit être robuste, conséquemment, les muscles fléchisseurs sont plus puissants que les extenseurs (Hunt, 1991; McHenry & Corruccini, 1975; Thorpe et al., 1999). Les muscles fléchisseurs du poignet et des doigts, insérés sur l'épicondyle médial, créent un stress plus important sur la surface médiale que sur la latérale. Ainsi, une orientation plus latérale de la trochlée positionne cette structure de manière à ce que la surface médiale soit perpendiculaire afin de mieux résister aux stress. Quant aux humains, ils pourraient simplement avoir conservés la morphologie primitive. Comme le mentionne Drapeau (2008) dans son étude, puisque les stress sont plus importants sur la surface médiale, on peut s'attendre à ce que la morphologie de cette surface soit mieux adaptée que la latérale pour résister aux charges. Les résultats obtenus soutiennent donc cette affirmation.

Finalement, l'orientation de la surface latérale semble être un bon indicateur de l'utilisation du membre supérieur pour la locomotion puisque les résultats obtenus montrent une morphologie commune aux grands singes qui diffère de celle des humains.

6.2.2 Face antérieure

Pour le « knuckle-walking » tout comme pour la suspension sous-branches, le membre supérieur doit être en extension. Ainsi, les articulations sont disposées de manière à ce que la face distale de l'humérus s'articule avec la face supérieure (proximale) de l'ulna et du radius. Sur l'humérus, les charges les plus importantes sont donc majoritairement appliquées distalement.

Chez tous les genres, on note que la surface latérale de la trochlée a tendance à être orientée plus médio-latéralement sur la face antérieure que sur la face distale. Cependant cette différence n'est réellement significative que pour *Gorilla*. On constate aussi que pour toutes les espèces, les angles antérieurs sont plus grands que les angles distaux ce qui pourrait s'expliquer par le fait qu'antérieurement les charges sont réduites et qu'il n'est peut-être pas nécessaire que les surfaces soient aussi en angle (orientées plus proximo-distalement).

Chez *Pongo* on observe que plus la taille augmente plus les surfaces de la trochlée sont orientées médio-latéralement, et plus l'angle entre les surfaces articulaires est grand. Cette corrélation entre l'accroissement de la taille et l'évasement de la trochlée paraît difficile à expliquer.

En résumé, les résultats obtenus semblent démontrer que la morphologie des surfaces articulaires sur la face distale correspond aux différences locomotrices alors que pour la face antérieure il est plus difficile d'établir des relations directes avec le mode de locomotion. Ces observations étayent celles des études stipulant que la morphogénèse des articulations est influencée par les stress locaux (Plochocki et al., 2006; Hamrick, 1999).

6.3 Position de la trochlée par rapport à l'axe long de la diaphyse

Les chimpanzés et les gorilles ont une trochlée positionnée plus médialement par rapport à l'axe long de la diaphyse, de sorte que celui-ci se retrouve pratiquement

au centre de l'articulation distale de l'humérus, c'est-à-dire entre la trochlée et le capitulum. Ces espèces étant « knuckle-walkers », les charges qui traversent axialement le membre supérieur imposent de grandes forces de compression au niveau du coude et du poignet. Il est donc logique que les charges soient distribuées le plus également possible entre les surfaces articulaires du radius et de l'ulna. De plus, l'ulna ne s'articule pas directement avec les os du poignet, ce qui implique qu'une majeure partie du stress relié à la masse traverse le radius. Ceci pourrait aussi justifier que ces espèces tendent à positionner l'axe long de la diaphyse afin d'équilibrer les charges sur les deux os de l'avant-bras.

Chez *Homo* et *Pongo*, on observe que la trochlée est située plus latéralement positionnant ainsi l'ulna dans la continuité de l'axe long de la diaphyse. Cette disposition des structures de l'articulation distale de l'humérus représente probablement la forme primitive du groupe hominoïde. Ceci expliquerait qu'*Homo* possède la même morphologie que *Pongo* alors que les grands singes africains pourraient avoir subi une pression sélective pour une position plus centrale de la diaphyse au niveau de l'articulation du coude.

Finalement, chez *Gorilla* et *Pongo*, plus la taille augmente plus la trochlée est médiale. Cette corrélation avec la taille pourrait s'expliquer chez le gorille par le fait que plus l'animal est gros plus l'axe long de sa diaphyse doit être centré sur l'articulation. Étant donné que cette explication s'applique moins bien aux orangs-outans, il est possible d'avancer qu'il pourrait s'agir d'un phénomène généralisé, mais qui se manifeste seulement chez les espèces qui ont une variation de taille assez grande pour rendre la corrélation significative.

6.4 Largeur des surfaces articulaires

6.4.1 Face distale

Plusieurs études se sont penchées sur l'impact des stress sur la taille des articulations (Frost, 1999; Hamrick, 1999; Plochocki et al., 2006). Elles suggéraient que l'application de charges sur une surface articulaire stimulait le remodelage chondral et accroissait ainsi l'aire de distribution des charges. Les résultats obtenus quant à la largeur des surfaces articulaires de l'articulation distale de l'humérus semblent supporter cette théorie. En effet, on observe que les humains et les chimpanzés possèdent les plus grandes surfaces médiales et les plus petites surfaces latérales, alors que les orangs-outans et les gorilles ont tendance à avoir des surfaces plus symétriques. Les charges appliquées sur la trochlée sont plus grandes chez les espèces qui ont une masse corporelle plus importante. Cela expliquerait possiblement pourquoi *Pongo* et *Gorilla* ont des surfaces de largeurs plus symétriques qu'*Homo* et *Pan*, soit afin de répartir leur masse corporelle plus importante de façon plus uniforme sur la trochlée.

De plus, les humains et les chimpanzés ont les capitulum les plus larges ce qui concorde avec la largeur réduite de leurs surfaces latérales. Par ailleurs, les gorilles et les orangs-outans possèdent les capitulum les plus petits coïncidant avec des surfaces latérales plus larges. Il est alors sensé de croire que la largeur du capitulum est en relation avec la largeur de la surface latérale, mais que chez *Gorilla* et *Pongo*, cette tendance est limitée par le besoin d'avoir une trochlée aux surfaces articulaires les plus larges et égales possible afin d'aider à supporter leurs grandes masses corporelles. Par contre, lorsqu'un test de corrélation entre la largeur du capitulum et la largeur de la surface latérale est réalisé, il n'est pas statistiquement significatif.

Par ailleurs, les résultats démontrent qu'une augmentation de la taille chez les gorilles entraîne un agrandissement du capitulum. Ceci est logique puisque l'augmentation de la taille d'une articulation permet la réduction des stress (Plochocki

et al., 2006). Chez les humains, la relation contraire est observée alors qu'un accroissement de la taille correspond à une réduction de la largeur du capitulum. Bien que le membre supérieur ne soit pas utilisé pour la locomotion, on peut présupposer qu'un individu ayant une plus grande masse a une plus grande musculature, et impose subséquemment de plus grandes charges aux articulations. Comme il a été mentionné précédemment, l'angle de support caractéristique des humains s'accroît en fonction de la masse musculaire. Conséquemment, la surface latérale de la trochlée est orientée plus médio-latéralement et est plus large chez l'humain lorsque la taille augmente. Dès lors, il devient concevable qu'une surface articulaire plus large laisse moins de place au capitulum qui réduit alors de taille.

Pour toutes les espèces, le ratio surface latérale / médiale est toujours inférieur à un, ce qui signifie que la surface médiale est toujours plus large que la latérale. Il est probable que la surface latérale soit plus petite que la médiale parce que le capitulum est adjacent à la surface latérale et réduit l'espace sur lequel cette dernière peut s'étendre. De plus, *Pan* et *Homo* ont des ratios surface latérale / médiale inférieurs à ceux de *Pongo* et *Gorilla*. Ces résultats supportent l'observation faite par Drapeau (2008) suggérant que la surface médiale de l'incisure trochléaire serait plus large que celle latérale. Par ailleurs, il est possible que les masses corporelles importantes des gorilles et des orangs-outans génèrent le besoin d'avoir des surfaces symétriques sur la trochlée afin de distribuer plus également les stress axiaux.

Finalement, les largeurs des surfaces articulaires observées ne correspondent pas aux modes de locomotion puisque *Pan* et *Homo* ont une morphologie similaire et que *Gorilla* et *Pongo* sont semblables. Ceci pourrait signifier que la longueur des surfaces articulaires est peut-être un reflet de la taille plutôt que de la locomotion.

6.4.2 Face antérieure

Les résultats sont relativement similaires à ceux obtenus pour la face distale. Les différences semblent être attribuables aux écarts-types qui sont plus élevés pour *Gorilla* ce qui pourrait contribuer à diminuer la différence intergroupe.

Encore une fois, les résultats obtenus semblent démontrer que la largeur des surfaces articulaires est plutôt influencée par la masse corporelle des individus que par leur mode de locomotion. Les genres avec la masse la plus importante, soit *Gorilla* et *Pongo*, ont les surfaces dont les largeurs sont le plus égales. Conformément à la pensée de Drapeau (2008), *Pan* présente encore une surface médiale plus large que la latérale.

Seuls les humains affichent des différences marquées entre les résultats de la face distale et ceux de la face antérieure. On constate une nette réduction de la taille de la surface médiale ce qui a pour effet d'augmenter la valeur du ratio surface latérale / médiale. *Homo* a donc comme *Pongo* et *Gorilla* des surfaces de largeur relativement similaire. De plus, la largeur des surfaces latérale et médiale accroît avec la taille des individus. Il est alors probable que les humains imposent des forces sur leurs articulations lors de la manipulation des objets qui s'effectue avec les bras fléchis pour avoir les mains devant soi. Ainsi, les stress imposés lors des contractions musculaires sont distribués sur la face antérieure qui, pour mieux y résister, augmente la taille des ses surfaces articulaires.

Contrairement à *Homo*, *Pongo* et *Gorilla* voient leurs surfaces latérale et médiale diminuer de largeur lorsque leurs tailles augmentent. Chez ces espèces, les stress imposés par une plus grande masse sont imposés essentiellement sur la face distale de la trochlée puisqu'ils se déplacent avec le membre supérieur en extension. Il est alors possible que la morphologie adaptative soit observée sur la face distale seulement et non sur la face antérieure. Ainsi, lors du remodelage chondral, seules les surfaces articulaires de la face antérieure de la trochlée verraient leur largeur

augmenter. Dans un souci d'économie du tissu osseux, il est possible que, chez les espèces avec la masse corporelle la plus importante, lorsque la taille augmente la largeur des surfaces latérale et médiale distales augmentent et que celles antérieures diminue.

6.5 Conclusion et perspectives d'étude

Suite à la présentation des résultats obtenus et des diverses interprétations et discussions qui ont suivies, il est désormais possible d'affirmer qu'il y a bel et bien un lien entre la locomotion et la morphologie des articulations chez les hominoïdes. Il a été possible de constater que l'environnement mécanique a une influence sur la morphologie des surfaces articulaires et, de façon locale, en fonction de stress précis. Les modes de locomotion semblent influencer la position et l'orientation des surfaces articulaires de la trochlée alors que leurs tailles et celle du capitulum est plutôt dictée par la taille des individus.

Un des objectifs secondaires de ce mémoire était de découvrir non seulement si l'angle entre les surfaces de la trochlée humérale était un bon indicateur du mode de locomotion, mais aussi d'analyser les différentes structures composant l'humérus distal et de les relier à la position de l'axe long de la diaphyse. Ces nouvelles données ont apporté des informations supplémentaires, mais n'ont pas nécessairement toujours démontré un lien clair avec les divers modes locomoteurs. Dans certains cas, les adaptations morphologiques semblaient simplement être des conséquences de la masse corporelle des individus. Bien sûr, la masse corporelle joue également un rôle prépondérant dans le répertoire locomoteur, mais il devient pertinent de bien comprendre les subtilités entre ces deux facteurs d'influence, soit la taille et l'environnement mécanique.

Dans ce mémoire, les différents genres composant le groupe des hominoïdes ont été analysés en fonction de leur mode de locomotion spécifique. Cependant, chaque genre comprend des sous-espèces dont la masse et les comportements peuvent

varier. Il pourrait alors être intéressant de subdiviser ces groupes et ainsi cerner plus en profondeur les nombreux facteurs d'influences. De plus, il pourrait être intéressant d'ajouter les hylobatidés à ce type d'étude puisque ce genre a développé des habilités locomotrices ainsi qu'une morphologie extrême pour la brachiation. Quoique plus difficiles à comparer avec les autres genres, ils apporteraient un apport d'informations supplémentaires aux observations faites quant à la morphologie associée aux déplacements arboricoles.

Les conclusions de ce projet viennent donc corroborer les résultats obtenus par les études traitant de l'influence de l'environnement mécanique sur la morphogénèse des articulations. Cependant, avec ce projet, il est encore impossible d'affirmer si la pratique d'un certain comportement locomoteur stimule la formation d'une morphologie spécifique ou si une telle morphologie est plutôt codée génétiquement et se développe chez une espèce puisqu'elle pratique tel type de locomotion. Ainsi, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre la relation entre l'environnement mécanique et son influence sur la morphologie des surfaces articulaires.

BIBLIOGRAPHIE

- Aiello, D. & C. Dean, 1990. *Bones, muscles and movements of the upper limb*, in *An introduction to human evolutionary anatomy*, eds. D. Aiello & C. Dean, London: Academic Press.
- Clemente, C. D., 2007. *Anatomy. A regional atlas of the Human body*, ed. C. D. Clemente, Philadelphie: Lippincott Williams & Wilkins.
- Conroy, G. C. & J. G. Fleagle, 1972. Locomotor Behaviour in Living and Fossil Pongids. *Nature*, 237, 103-4
- Deckera, L., et al., 2006. Analyse Procuste du cyclogramme de la cheville : comparaison de différentes spécialités de sprint. *Comptes Rendus de Palévolutions*, 5, 571-81
- Drapeau, M. S., 2008. Articular morphology of the proximal ulna in extant and fossil hominoids and hominins. *Journal of Human Evolution*, 55, 86-102
- Fleagle, J. G., 1983. Locomotor adaptations of Oligocene and Miocene hominoids and their phyletic implications, in *New interpretations of ape and human ancestry*, eds. R. L. Ciochon & R. S. Corruccini, New-York: Plenum Press, 301-24.
- Frankel, V. H. & M. Nordin, 2001. Biomechanics of bone, in *Basic biomechanics of the musculoskeletal system*, eds. M. Nordin & V. H. Frankel, Philadelphie: Lippincott Williams & Wilkins, 26-55.
- Frost, H. M., 1999. Joint anatomy, design and arthroses : insights of the Utah paradigm. *Anatomical Record*, 255, 162-74
- Garber, P. A., 1963. Primate locomotor behavior and ecology, in *The Primates*, ed. J. R. Napier, London: Zoological society of London, 543-59.
- Golden, D. W., et al., 2007. Elbow range of motion and clinical carrying angle in healthy pediatric population. *Journal of Pediatric Orthopaedics B*, 16, 144-9
- Hamrick, M. W., 1999. A chondral modeling theory revisited. *Journal of Theoretical Biology*, 201, 201-8
- Hildebrand, M., 1988a. Mechanics of support and movement, in *Analysis of vertebrate structure*, ed. M. Hildebrand, New-York: John Wiley & Sons, 443-64.

- Hildebrand, M., 1988b. Structural elements of the body, in *Analysis of vertebrate structure*, ed. M. Hildebrand, New-York: John Wiley & Sons, 419-64.
- Hunt, K. D., 1991. Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 86, 521-36
- Jenkins, F. A. & J. G. Fleagle, 1975. Knuckle-walking and functional anatomy of the wrists in living apes, in *Primate functional morphology and evolution*, ed. R. H. Tuttle, Paris: Mouton publishers, 213-27.
- Jungers, W. L., 1985. Body size and scaling of limb proportions in Primates, in *Size and scaling in primate biology*, ed. W. L. Jungers, New-York: Plenum Press, 345-81.
- Kivell, T. L. & D. Schmitt, 2009. Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.10.1073/pnas.0901280106
- Knott, C. D. & S. M. Kahlenberg, 1963. Orangutans in perspective. Forced copulations and female mating resistance, in *The Primates*, ed. J. R. Napier, London: Zoological society of London, 290-305.
- Lanyon, L. E. & C. T. Rubin, 1985. Functional adaptation in skeletal structures, in *Functional vertebrate morphology*, ed. M. Hildebrand, Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1-25.
- Larson, S. G., 1996. Estimating humeral torsion on incomplete fossil anthropoid humeri. *Journal of Human Evolution*, 31, 239-57
- Larson, S. G. & J. T. Stern, Jr., 2007. Humeral retractor EMG during quadrupedal walking in primates. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 1204-15
- Lieberman, D. E., 1997. Making behavioral and phylogenetic inferences from hominid fossils: considering the developmental influence of mechanical forces. *Annual Review of Anthropology*, 26, 185-210
- Lieberman, D. E., et al., 2001. Articular area responses to mechanical loading: effects of exercise, age, and skeletal location. *American Journal of Physical Anthropology*, 116, 266-77

- Lorenz, T. & M. Campello, 2001. Biomechanics of skeletal muscle, in *Basic biomechanics of the musculoskeletal system*, eds. M. Nordin & V. H. Frankel, Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins, 148-71.
- Marchi, D., 2005. The cross-sectional geometry of the hand and foot bones of the Hominoidea and its relationship to locomotor behavior. *Journal of Human Evolution*, 49, 743-61
- Martin, R. B., et al., 1998. Mechanical adaptability of the skeleton, in *Skeletal tissue mechanics*, eds. R. B. Martin, D. B. Burr & N. A. Sharkey, New-York: Springer, 225-74.
- McHenry, H. M. & R. S. Corruccini, 1975. Distal humerus in hominoid evolution. *Folia Primatologica*, 23, 117-44
- McHenry, H. M. & R. S. Corruccini, 1983. The wrist of *Proconsul africanus* and the origin of hominoid postcranial adaptations, in *New interpretations of ape and human ancestry*, eds. R. L. Ciochon & R. S. Corruccini, New-York: Plenum Press, 353-67.
- McHenry, H. M. & A. L. Temerin, 1979. The evolution of Hominid bipedalism : Evidence from the fossil record. *Yearbook of Physical Anthropology*, 22, 105-31
- Mitrovic, D., 1982. Development of the articular cavity in paralyzed chick embryos and in chick embryo limb buds cultured on chorioallantoic membranes. *Acta Anatomica*, 113, 313-24
- Morbeck, M. E. & A. L. Zihlman, 1988. Body composition and limb proportions, in *Orang-utan Biology*, ed. J. H. Schwartz, New-York: Oxford University Press, 285-97.
- O'Connor, B. L. & K. E. Rarey, 1979. Normal amplitudes of radioulnar pronation and supination in several genera of anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 51, 39-44
- O'Higgins, P. & N. Jones, 2006. Morphologika2. Tools for shape analysis. *Hull York Medical School*,
- Oxnard, C. E., 1998. The information content of morphometric data primates. function, development, and evolution, in *Primate Locomotion. Recent*

- advances*, ed. F. J. Strasser. E, Rosenberger. A, and McHenry. H, New-York: Plenum Press, 255-75.
- Palastanga, N., et al., 2006. *Anatomy and human movement. Structure and function*, eds. N. Palastanga, D. Field & R. Soames, Edinburgh: Elsevier.
- Paraskevas, G., et al., 2004. Study of the carrying angle of the human elbow joint in full extension: a morphometric analysis. *Surgical and Radiologic Anatomy*, 26, 19-23
- Patel, B. A. & K. J. Carlson, 2007. Bone density spatial patterns in the distal radius reflect habitual hand postures adopted by quadrupedal primates. *Journal of Human Evolution*, 52, 130-41
- Pauly, J. E., et al., 1967. An electromyographic study of some muscles crossing the elbow joint. *Anatomical Record*, 159, 47-54
- Platzer, W., 2001. *Atlas de poche d'anatomie*, ed. W. Platzer, Paris Flammarion Médecine-Sciences.
- Plochocki, J. H., et al., 2006. Functional adaptation of the femoral head to voluntary exercise. *Anatomical Record*, 288A, 776-81
- Potter, H. P., 1895. The obliquity of the arm of the female in extension. The relation of the forearm with the upper arm in flexion. *Journal of Anatomy and Physiology*, 29, 488-93
- Preuschoft, H., 1973. Functional anatomy of the upper extremity, in *The chimpanzee*, ed. G. H. Bourne, Basel: Karger, 34-120.
- Preuschoft, H., 1979. Motor behavior and shape of the locomotor apparatus, in *Environment, behavior, and morphology : dynamic interactions in primates*, eds. M. E. Morbeck, H. Preuschoft & N. Gomberg, Cambridge: G. Fischer, 263-75.
- Preuschoft, H., 2004. Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture? *Journal of Anatomy*, 204, 363-84
- Remis, M., 1995. Effects of body size and social context on the arboreal activities of lowland gorillas in the Central African Republic. *American Journal of Physical Anthropology*, 97, 413-33

- Richmond, B. G., et al., 2001. Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *American Journal of Physical Anthropology*, Suppl 33, 70-105
- Richmond, B. G. & D. S. Strait, 2000. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature*, 404, 382-5
- Rose, M. D., 1988a. Another look at the anthropoid elbow. *Journal of Human Evolution*, 17, 193-224
- Rose, M. D., 1988b. Functional anatomy of the Cheiridia, in *Orang-utan Biology*, ed. J. H. Schwartz, New-York: Oxford University Press, 299-309.
- Rose, M. D., 1993. Functionnal anatomy of the elbow and forearm in primates, in *Postcranial adaptations in nonhuman primates*, ed. D. L. Gebo, DeKalb: Northern Illinois University Press, 252-72.
- Ruff, C., et al., 2006. Who's afraid of the big bad Wolff?: "Wolff's law" and bone functional adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, 484-98
- Ruff, C. B., 1988. Hindlimb articular surface allometry in Hominoidea and *Macaca*, with comparisons to diaphyseal scaling. *Journal of Human Evolution*, 17, 687-714
- Ruff, C. B., 2000. Biomechanical analysis of archaeological human skeletons, in *Biological anthropology of the human skeleton*, eds. M. A. Katzenberg & S. R. Saunders, New-York: Wiley-Liss, Inc, 71-103.
- Sarmiento, E. E., 1987. The phylogenetic position of *Oreopithecus* and its significance in the origin of Hominoidea. *American Museum novitates*, 2881, 1-44
- Slice, D. E., 1994. GRF-ND generalized rotational fitting of n-dimensional landmark data. *Department of Ecology and Evolution*, State University of New York at Stony Brook
- Steel, F. L. D. & J. D. W. Tomlinson, 1958. The "carrying angle" in man. *Journal of Anatomy*, 92, 315-7
- Steindler, A., 1955. The mechanics of the elbow joint, in *Kinesiology of the human body under normal and pathological conditions*, ed. A. Steindler, Springfield: Thomas, C. C, 490-507.

- Susman, R. L. & J. T. Stern, 1979. Telemetered electromyography of flexor digitorum profundus and flexor digitorum superficialis in *Pan troglodytes* and implications for interpretation of the O. H. 7 hand. *American Journal of Physical Anthropology*, 50, 565-74
- Susman, R. L. & J. T. Stern, 1991. Locomotor behavior of early hominids: epistemology and fossil evidence, in *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*, ed. Y. C. B. Senut, Paris: Éditions du CNRS, 121-31.
- Thompson, A. R., 1924. Some features of the elbow joint. *Journal of Anatomy*, 58, 368-73
- Thorpe, S. K. S. & R. H. Crompton, 2006. Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 384-401
- Thorpe, S. K. S., et al., 1999. Dimensions and moment arms of the hind- and forelimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 110, 179-99
- Travill, A. & J. V. Basmajian, 1961. Electromyography of the supinators of the forearm. *Anatomical Record*, 139, 557-60
- Tukenmez, M., et al., 2004. Measurement of the carrying angle of the elbow in 2000 children at ages six and fourteen years. *Acta Orthopaedica Traumatologica Turcica*, 38, 274-6
- Tuttle, R. H., 1967. Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *American Journal of Physical Anthropology*, 26, 171-206
- Tuttle, R. H. & J. V. Basmajian, 1974. Electromyography of forearm musculature in gorilla and problems related to knuckle-walking, in *Primate locomotion*, ed. J. Farish A. Jenkins, New-York: Academic press, 293-347.
- Tuttle, R. H., et al., 1972. Electromyography of knuckle-walking: results of four experiments on the forearm of *Pan gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology*, 37, 255-68
- Tuttle, R. H., et al., 1974. Darwin's apes, dental apes, and the descent of man: normal science in evolutionary anthropology. *Current Anthropology*, 15, 389-426

- Tuttle, R. H. & G. W. Cortright, 1988. Positional behavior, adaptative complexes, and evolution, in *Orang-utan Biology*, ed. J. H. Schwartz, New-York: Oxford University Press, 311-30.
- Tuttle, R. H., et al., 1992. Electromyography of pronators and supinators in great apes. *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 215-26
- Tuttle, R. H., et al., 1983. Electromyography of brachial muscles in *Pan troglodytes* and *Pongo pygmaeus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 61, 75-83
- Van Roy, P., et al., 2005. Arthro-kinematics of the elbow: study of the carrying angle. *Ergonomics*, 48, 1645-56
- Yilmaz, E., et al., 2005. Variation of carrying angle with age, sex, and special reference to side. *Orthopaedics*, 28, 1360-3